Botany Library

Library of

Wellesley College.

NON MINISTRARI SED MINISTRARE.

Purchased from

Fines

No 130237

Digitized by the Internet Archive
in 2016 with funding from
Boston Library Consortium Member Libraries

https://archive.org/details/vergleichendemor12vele

Vergleichende

Morphologie der Pflanzen.

I. Teil.

Mit 200 in den Text gedruckten Abbildungen und zwei lith. Doppeltafeln.

Dr. Jos. Velenovský,

k. k. o. Professor an der böhm. Universität in Prag.

Prag.

Verlagsbuchhandlung von Fr. Řivnáč.

1905.

Das Recht der Übersetzung wird vorbehalten.

130237

SCIENCE

Druck von Eduard Leschinger in Prag.

VORWORT.

Auf Anraten meiner Freunde hin habe ich mich entschlossen, gleichzeitig mit der, auf Kosten der »Böhmischen Kaiser Franz-Josefs-Akademie für Wissenschaft, Literatur und Kunst in Prag« erfolgten Herausgabe meiner »Srovnávací morfologie rostlin« gleichzeitig mit dem böhmischen Texte auch eine deutsche Ausgabe dieses Werkes unter dem Titel »Vergleichende Morphologie der Pflanzen« erscheinen zu lassen.

Ich habe diesen Entschluss um so eher gefasst, als ich aus der Erfahrung der vorangegangenen Jahre die Überzeugung gewonnen habe, dass von sehr vielen Botanikern die in der Sprache kleiner Völker veröffentlichten wissenschaftlichen Arbeiten consequent ignoriert werden.

In das vorliegende Werk wurden sowohl zahlreiche Beobachtungen, welche ich im Verlaufe der letzten 20 Jahre publiziert habe, als auch ausserdem noch eine Menge neuer Studien und Befunde aufgenommen.

Infolge dessen stellt sich die vorliegende Arbeit nicht blos als ein Kompendium der bereits bekannten morphologischen Fakta, sondern auch gleichzeitig als eine kritische Zusammenfassung meiner eigenen Studien auf dem Gebiete dieser Wissenschaft dar.

Ich gebe mich nicht der Illusion hin, dass mein Werk freundlich und mit Anerkennung aufgenommen werden wird, denn ich bin mir der verschiedenen, in dieser Beziehung einen ungünstigen Einfluss ausübenden Umstände wohl bewusst, namentlich zu einer Zeit, wo für die vergleichende Morphologie in den weitesten botanischen Kreisen fast aller Sinn geschwunden ist.

Hiebei habe ich mich nach dem Wahlspruch der freien Wissenschaft gerichtet: »die Wahrheit suchen und über die gefundenen Tatsachen in unparteiischer Weise berichten«.

Das ganze Werk habe ich in drei Teile eingeteilt, wovon der erste die Bearbeitung der Kryptogamen enthält.

Der zweite, etwas grössere Teil wird die Morphologie der vegetativen Organe der Phanerogamen umfassen und nach 3 Jahren erscheinen.

Der dritte, ebenfalls umfangreichere Teil wird die Morphologie der Phanerogamenblüte enthalten und in 6 Jahren zur Herausgabe gelangen. Diesem dritten Teile werden die die Evolution und die Grundlagen der natürlichen Systematik behandelnden Abteilungen beigefügt werden.

In diesem ersten Teile habe ich in vollem Masse jene meiner Studien ausgenützt, welche ich viele Jahre lang auf dem Gebiete der böhmischen Bryologie angestellt und worüber ich zwei umfangreiche Werke veröffentlicht habe.

In jeder Beziehung war mein Bestreben dahin gerichtet, die behandelten Gegenstände bündig und klar dazustellen, denn ich war immer ein Feind des weitschweifigen, unfruchtbaren, sehr oft unklaren und konfusen Theoretisierens und morphologischen Philosophierens, womit man wohl dickleibige Bücher anfüllen kann, aber nicht zu belehren und kein klares Bild des Gegenstandes zu bieten vermag.

Auch was die Abbildungen anbelangt, habe ich mich bemüht, so weit es anging, Originale zu bieten. Diese Originalabbildungen sind von mir selbst nach der Natur gezeichnet.

Nicht geringe Schwierigkeiten hat mir das Zitieren der benützten Literatur gemacht. Die Aufnahme von dergleichen Zitaten in den Text selbst ist ein wahrer Unfug, weil der Text dadurch schwer lesbar und unübersichtlich, ausserdem dessen Umfang überflüssigerweise vergrössert wird. Manchmal wird die Literatur unter dem Strich zitiert, wodurch aber wieder dem Texte der Raum ober dem Strich geschmälert wird. Auch tritt dann, wenn sich das Zitat an mehreren Stellen wiederholt, die Notwendigkeit ein, auf ein früheres Zitat hinzuweisen oder dasselbe zu wiederholen. Mir erscheint daher die jetzt in modernen Schriften angewandte Methode die angemessenste, derzufolge am Schlusse des Werkes die gesamte, zur Benützung gelangte Literatur in alphabetische Reihenfolge der Autoren verzeichnet wird. Man versieht die betreffenden Werke mit Zahlen, welche dann blos im Texte angeführt werden, wenn irgendwo vom Inhalte der diesbezüglichen Schrift Erwähnung geschieht. Auf diese Weise wird dann ein Überblick geboten, nicht nur über die einschlägige Fachliteratur, sondern auch über die wissenschaftliche Tätigkeit des Autors in dem Fache, welchem sein Werk selbst angehört.

An diese Methode habe ich mich in meiner vorliegenden Arbeit ebenfalls gehalten, nur mit dem Unterschiede, dass ich im Texte keine Zahlen anführe, da dies hier jetzt unausführbar ist. Mein Werk zerfällt nämlich in 3 Teile, welche erst im Verlaufe der nächsten 6 Jahre erscheinen werden. Dagegen habe ich die Zitierung stets so durchgeführt, dass nach dem Namen des Autors und dem Sachinhalte sich Niemand darüber wird im Zweifel befinden können, welche Schrift von der am Schlusse des Werkes angeführten Literatur gemeint ist.

Die gesamte, in diesem ersten Teile berührte Literatur ist also im Manuskripte bereits vorbereitet für das erwähnte Verzeichnis, welches am Ende des dritten Bandes folgen wird.

Diesem dritten Bande wird auch ein Index und ein Namenregister aller Pflanzen, von denen im ganzen Werke selbst Erwähnung geschieht, beigefügt werden.

Schliesslich danke ich der hochlöbl. böhmischen Kaiser Franz-Josefs-Akademie für Wissenschaften, Literatur und Kunst in Prag für die gefällige Darleihung der Clichés. Auch allen sonstigen Freunden, namentlich jenen aus den tropischen Gegenden, welche mich durch Einsendung lebender Pflanzen in meiner Arbeit unterstützten, sei hiermit gebührender Dank gezollt.

Prag, den 31. Dezember 1904.

J. Velenovský.

INHALTSÜBERSICHT.

Seite

Allgemeine Einleitung 1

1. Was versteht man unter Pflanzenmorphologie und welches ist ihr Verhältnis zu den verwandten Wissenschaften . . . . . 1—7
2. Die Anatomie und die Entwickelung im jugendlichen Zustande haben für die morphologische Abschätzung der Organe keine Bedeutung . . . . . 7—15
3. Die Abnormitäten sind für die Morphologie sehr wichtig . . . . . 15—24
4. Homologien und Analogien im Pflanzenreiche . . . . . 25—28
5. Reduzierte Organe . . . . . 28—31
6. Das Studium der Keimpflanzen . . . . . 31—32
7. Was ist mehr oder weniger vollkommen . . . . . 33—34

I. Die Morphologie der Kryptogamen 35

A. Thallophyten (Lagerpflanzen) . . . . . 35—44

a) Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten 44—61
b) Die Generationsstadien der Thallophyten . . . . . 61—66
c) Gestalt und Gliederung des Thallus bei den Kryptogamen . . . . . 67—76

B. Charophyta (Armleuchter) . . . . . 76—86

C. Moose (Muscineae) . . . . . 86—98

a) Lebermoose (Hepaticae) . . . . . 98—122
b) Laubmoose (Musci) . . . . . 122—147
Die ungeschlechtliche Vermehrung der Laubmoose . . . . . 147—149
Die Grösse der Laubmoose . . . . . 149—150
Die Laubmoose sind eine getreue Analogie der Phanerogamen . . . . 150—152

D. Gefässkryptogamen (Cryptogamae vasculares) 152

1. Der Vorkeim (das Prothallium) als geschlechtliche Generation . . . . . 152—157
a) Die Prothallien der heterosporen Gefässkryptogamen . . . . . 157—162
b) Archegonien und Antheridien . . . . . 162—164
c) Vergleichung der Prothallien und Kopulationsorgane bei den Gefässkryptogamen mit den Kopulationsprozessen bei den Phanerogamen . 164—170
d) Die ungeschlechtliche Vermehrung der Prothallien 170
e) Die Apogamie der Gefässkryptogamen . . . . . 170—172
f) Die Aposporie der Farne . . . . . 172—173
2. Die Blattachse als ungeschlechtliche, aber sporentragende Generation . 173—174
a) Der Embryo und das junge Pflänzchen . . . . . 174—184
b) Die Blätter der Gefässkryptogamen . . . . . 184—219
c) Sporangien und Sporen . . . . . 219—230
d) Der Stamm der Gefässkryptogamen . . . . . 230—242
e) Die Verzweigung der Achsen bei den Gefässkryptogamen . . . . . 242—266
f) Die Wurzeln der Gefässkryptogamen . . . . . 266—270
i) Die Adventivknospen der Gefässkryptogamen . . . . . 270—274
3. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gefässkryptogamen auf Grund morphologischer Erkenntnisse . . . . . 274—277

Allgemeine Einleitung.

1. Was versteht man unter Pflanzenmorphologie und welches ist ihr Verhältnis zu den verwandten Wissenschaften.

Die Pflanzenmorphologie bemüht sich alle Pflanzenorgane, sie mögen welche Gestalt immer haben, auf ihre ursprüngliche Form, welche durch biologische Anpassung verändert worden ist, zurückzuführen. Bei den Phanerogamen sind dies die letzten morphologischen Begriffe: Wurzel, Achse, Blatt. Wir werden später sehen, dass schliesslich auch diese drei Begriffe schwinden und dass uns ein einziger Begriff erübrigt: das Blatt, oder besser gesagt: das Blattglied (Anaphyt, Phyllopodium).

Die vergl. Morphologie erforscht ferner auch die Gesetze, nach welchen die Organe untereinander an der Pflanze hingestellt sind und bemüht sich anscheined abweichende Fälle in dieser Beziehung auf allgemein giltige Regeln zurückzuführen. Über die Bedeutung des Organs entscheidet in vielen Fällen lediglich der Ort, welchen dieses Organ einnimmt. So entscheidet sehr oft nur dieser Umstand über die Bedeutung mancher Nektarien und Blütenanhängsel oder über die Bedeutung mancher Trichome, welche mit metamorphosierten Blättern übereinstimmen.

Die von der Morphologie bestimmten Gesetze müssen allgemeine Geltung haben; sie müssen für jeden einzelnen Fall gleich entscheidend sein. Es darf in dieser Beziehung keine Ausnahme geben. Es ist z. B. unmöglich, den Staubfaden einmal als Achsen- ein andersmal als Blattgebilde anzusehen, ebenso unzulässig wäre es, das Eichen oder das Fruchtblatt einmal als Achse, ein andersmal als Blatt oder Blattfieder auszulegen.

Alle diese Gesetze entwickelt die vergl. Morphologie aus der Vergleichung der aneinander gereihten, einander entsprechenden fertigen Organe an derselben oder an verschiedenen Pflanzen. Aus diesen Reihen abstrahiert sie die für alle Fälle geltenden Formen, aus diesen Reihen erläutert sie, wie aus der ursprünglichen Form im Verlaufe der Zeit Abweichungen sich entwickelt haben. Die vergl.

Morphologie verfolgt demnach auch die Entwickelung der Organe, aber nicht die lokale oder individuelle, sondern die Reihen-Entwickelung im Verlaufe der geologischen Perioden mit anderen Worten: die phylogenetische Entwickelung.

Aus dem Gesagten folgt demnach, dass die Schlüsse der morphologischen Forschung an den jetzt lebenden Pflanzen mit den phytopalaeontologischen Funden übereinstimmen müssen. Wenn es uns möglich wäre auch die im Verlaufe der Zeitalter ausgestorbenen Pflanzen von dem ersten Augenblicke an, wo auf der Erde die ersten Pflanzenformen erschienen sind, zu verfolgen, würden wir ohne Zweifel und spielend alle Fragen der Morphologie und Evolution zu lösen imstande sein. Leider sind uns die Typen der verschiedenen und namentlich der älteren geologischen Perioden nur in sehr geringem Masse und sehr oft nur ungenügend bekannt. Infolge dessen erscheint uns die Kette der Pflanzenformen zerrissen und deshalb ist es so schwierig in manchen Fällen die Bedeutung bestimmter Organe zu ergründen.

Sowohl die Morphologen, als auch die Pfleger der Evolutionswissenschaft gelangten zu unrichtigen Resultaten, wenn sie auf palaeontologische Fakta keine Rücksicht nahmen. In dieser Beziehung hat Zeiller in dem letzten Kapitel seines Meisterwerkes schöne Gedanken ausgesprochen. Auch wir werden an vielen Stellen Gelegenheit haben auf die Incongruenz zwischen den üblichen morphologischen Ansichten und den palaeontologischen Fakten hinzuweisen.

Hieraus folgt, dass die phytopalaeontologische Wissenschaft eine überaus grosse Bedeutung hat und dass in Zukunft die recente Botanik aus derselben die grössten Grundlagen für das Verständnis der jetzt lebenden Pflanzenwelt holen wird. Deshalb sollte diese Wissenschaft mehr gepflegt werden und zwar von Männern, welche eine gediegene morphologische und systematische Bildung besitzen. Von dem, was bisher aus verschiedenen Schichten zumeist von Nichtbotanikern beschrieben worden ist, könnten gewiss neun Zehntel als literarischer Ballast weggelassen werden. Dagegen hat jede gründlich erkannte und richtig aufgefasste Pflanze aus irgendwelcher geologischen Zeitperiode für die recente Botanik eine unendliche Bedeutung.

Das Entstehen ungewöhnlich ausgebildeter Organe erklärt uns manchmal auch die vergleichende Pflanzengeographie, welche uns die Lebensverhältnisse schildert, unter welchen sich die Pflanzenorgane zweckmässig accommodiren. Die auf palaeontologische Fakta gestützte Pflanzengeographie erläutert uns nicht selten allein den verwandtschaftlichen Zusammenhang mancher Pflanzentypen. Belege hiefür finden wir reichlich im Englers Werke.

Die vergl. Morphologie beschäftigte sich bis in die jüngste Zeit hauptsächlich nur mit dem Studium der Phanerogamen, wobei sie gleichsam wie von einer Basis, von den Pteridophyten ausging. Aber auch auf die

Zellkryptogamen muss der Morphолog fortwährend Rücksicht nehmen, denn hier sehen wir nicht selten, wie die ersten Organe aus den einfachsten Anfängen entstehen und wenn wir auch hier keine mit den Phanerogamen homologen Organe finden, so können wir hier doch wenigstens solche Gesetze beobachten, nach welchen den Phanerogamen gegenüber analoge Organe entstehen. Die recenten Kryptogamen können uns die Entwickelung der höher organisirten Pflanzenformen aus den in den ältesten geologischen Perioden niedrigst organisirten erklären.

Morphologische Studien sollten eigentlich und hauptsächlich in tropischen Gegenden gepflegt werden, denn in der gemässigten Zone findet man nicht so vielfältige Pflanzentypen. Das üppige Tropenleben entfaltet in der Pflanzenwelt so vielseitige und ungeahnte morphologische Eigenthümlichkeiten, dass unsere europäische Morphologie fast Schritt für Schritt durch tropische Funde korrigirt und ergänzt werden muss. Dies darf nicht Wunder nehmen. Unsere Pflanzenwelt entspross ursprünglich einer tropischen Wiege, von welcher aus sie nach und nach eine ganze Reihe von Transformationen durchmachte, bevor sie diejenige Gestaltung erlangte, welche wir jetzt auf zwei Dritteln der Oberfläche des heutigen Festlandes erblicken. Das Bild dieser Evolution der Typen und Organe spielt sich in der tropischen Zone bis heutzutage ab. Leider ist es nicht jedem Morphologen vergönnt in den Tropen zu arbeiten und das getrocknete oder sonst conservirte Material aus den Tropen ist leider überwiegend zu morphologischen Arbeiten unbrauchbar. Es erübrigen sonach nur die Glashäuser, welche dem Morphologen im Kleinen das ersetzen müssen, was ihm im Grossen in der Natur nicht zugänglich ist.

Die vergl. Morphologie ist die Grundlage der natürlichen Pflanzensystematik. Die allgemeine Systematik, namentlich sofern sie die Gattungen, Familien und höheren Gruppen betrifft, ist eigentlich nur eine specielle vergleichende Morphologie, weil sie nur durch Vergleichung der sich entsprechenden Organe den Verwandtschaftsgrad der betreffenden Pflanzentypen abschätzt. Die in die Arten und Varietäten eingehende specielle Systematik hat je nach deren Bearbeitern dreierlei Charakter: entweder begnügt sie sich damit, dass sie die Arten als solche streng bestimmt und unter einander unterscheidet, oder sie nimmt Rücksicht auf die Verbreitung und Lebensbedingungen, oder endlich bringt sie ihre Erwägungen in Verbindung mit der Phytopalaeontologie und Pflanzengeographie. Zu den genauesten und reichhaltigsten Ergebnissen gelangt die Systematik, wenn sie auf der vergleichenden Morphologie aufgebaut ist und fortwährend auf alle bereits genanten Wissenschaften Rücksicht nimmt.

Die vergl. Morphologie wurde in der älteren Zeit mehr als in der Gegenwart gepflegt. Die grössten Naturforscher und tiefsten Denker beschäftigten sich mit der Lösung der hauptsächlichsten, auf die Zusammensetzung, Metamorphose und Entwickelung der Pflanzenorgane sich bezie-

henden Fragen. Wir können hier die gesammte Geschichte der Morphologie nicht auseinandersetzen und verweisen deshalb bezüglich der älteren Zeit auf die in dieser Hinsicht vorzügliche Arbeit Wigands, welche bis auf Schleiden*) zurückreicht. Es war eigentlich Goethe, welcher der Pflanzenmorphologie die Grundlagen und die moderne Richtung gegeben hat. Ihm haben sich R. Brown, Sprengel, A. de St. Hilaire, Gaudichaud, De Candolle, Moquin-Tandon, Mohl und Wigand zugesellt. In der unweit verflossenen Zeit wurde die Morphologie geläutert und durch eine Menge von Beobachtungen bereichert durch Männer berühmten Angedenkens, von denen wir A. Braun, Hofmeister, Caspary, Wydler, Irmisch, Stenzel, Eichler, Čelakovský, Delpino, Penzig und Masters hervorheben. In der neuesten Zeit kann man einen Niedergang der vergleichenden Morphologie beobachten. In der Masse der täglich sich vermehrenden botanischen Literatur gibt es sehr wenig morphologische Arbeiten und von diesen enthalten viele blosse Beschreibungen, welche auch in den grossen Kompendien und Lehrbüchern der Botanik vorkommen. Die Beschreibung der Pflanzenorgane ist freilich nicht gleichbedeutend mit deren Auslegung. Um Belege hiefür brauchen wir nicht weit zu gehen. Man nehme nur Einsicht in das umfangreiche, kostbar ausgestattete, von Engler redigierte Werk: »Die natürlichen Pflanzenfamilien«. Mit einigen ehrenvollen Ausnahmen sind in diesem Werke die einzelnen Familien derart bearbeitet, dass wir in diesen Bearbeitungen eher alles Andere als eine morphologische Auslegung der wichtigsten Vegetativ- und Blütenorgane finden. Bei einer grossen Anzahl von Phanerogamen ist nicht einmal ein Blütendiagramm beigefügt. Die so hochinteressante Abteilung der Gefässkryptogamen enthält fast gar keine Morphologie, obzwar gerade hier dieselbe so zu sagen der Schlüssel zu den Phanerogamen ist. Die betreffende Literatur, wenn sie auch hie und da in der Titelrubrik citirt wird, bleibt gewöhnlich unbenützt.

Statt der Morphologie finden wir in dem genannten Werke fast überall gründliche Details aus der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Häufig wird die anatomische Entwickelung (z. B. des Protonemas) beschrieben und bildlich dargestellt, aber der Leser frägt vergeblich, warum denn die Sache so detailirt beschrieben wird, wenn das beschriebene Detail uns keine wichtige Idee bietet und für die Botanik überhaupt gar keine Bedeutung hat.

Oder vergleichen wir, wie viel Platz in dem sonst guten Lehrbuche Strasburgers (»Lehrbuch der Botanik«) der eigentlichen Morphologie gewidmet wird.

Wie schon gesagt, ist hauptsächlich die Anatomie und Entwickelungsgeschichte heitzutage Gegenstand der botanischen Specialarbeiten. Mit einer gewissen Missachtung wird auf Arbeiten morphologischen Inhalts

*) Eine die Entwickelung der Morphologie in der neueren Zeit behandelnde Orientirungsarbeit hat bereits Potonié veröffentlicht.

herabgesehen. Eine solche Empfindung, dass morphologische Arbeiten verkannt werden, hatte auch Čelakovský, welcher gleich in dem ersten Satze seiner im J. 1901 erschienenen trefflichen Arbeit: »Die Gliederung der Kaulome« sagt: »Es könnte wohl das Thema, dem die folgenden Auseinandersetzungen gelten, in einer Zeit, wo das Interesse der Botaniker der feineren Cytologie, den Kernteilungen, Kernverschmelzungen u. s. w. zugewendet ist, auf den ersten Blick, dem Titel nach, primitiv und längst abgetan erscheinen«. Und auf einer anderen Stelle beschwert er sich über die Referenten im »Botan. Centrallblatt«, mit welchem Unverständnis und in welcher herabsetzenden Weise sie über seine morphologischen Arbeiten referiren.*)

Die Ursache des modernen Verfalles der vergleichenden Morphologie muss man in der Art und Weise suchen, wie die systematische Botanik gepflegt wird. In der neuesten Zeit sind nämlich fast ausnahmslos nur Monographieen beliebt; jeder Autor kennt bloss seine Gattung oder seine Familie; ausser dem kümmert er sich um gar nichts. Infolge dessen entgeht ihm auch das Bestreben, die Organe seiner Familie mit anderen Gruppen zu vergleichen und so zur Lösung morphologischer Probleme zu gelangen. Diese Unkenntnis der übrigen systematischen und morphologischen Botanik erklärt uns dann, warum auch sonst allgemein anerkannte Monographen für die Morphologie gar kein Verständnis haben.

Auch das ist eine bemerkenswerte Erscheinung der Gegenwart, dass wir zwar für Systematik, Geographie, Anatomie und Physiologie eine ganze Reihe von vorzüglichen, in verschiedenen Sprachen verfassten Lehrbüchern und Kompendien haben, aber keines für Morphologie. In dieser Beziehung macht einzig das Werk Pax's »Allgemeine Morphologie« eine Ausnahme, welches in bescheidenen Grenzen die wichtigsten Momente der morphologischen Wissenschaft vortrefflich behandelt.

Wir haben anfangs gesagt, dass die vergl. Morphologie durch die vergleichende Methode die Bedeutung der Organe abschätzt und dass sie die infolge der biologischen Funktionen noch so sehr veränderten Formen der Organe auf die ursprüngliche Form zurückzuführen sich bemüht. Die vergl. Morphologie gliedert also die Organe nicht nach Funktionen, wie es manche Biologen und Organographen thun. Nach ihrer Ansicht sind Ranken immer Ranken, mögen sie welche morphologische Bedeutung immer haben; ihnen zufolge existirt eine Kategorie der dorsiventralen Achsen und Blütenstände u. s. w., obzwar für die vergleichende Morphologie gegenteilig keine dorsiventralen Organe als besondere morphologische Begriffe bestehen können.

---

*) Dem Verfasser dieses Buches ist auch schon Ähnliches widerfahren. Im Botan. Centrallblatt referirte Herr Möbius über meine Arbeit über die Gefässkryptogamen und fügte derselbe die ironische Bemerkung hinzu, dass ich behaupte, die Phanerogamen hätten keine wahre Dichotomie, als ob Herr Möbius irgend welche Phanerogamen kennen würde, wo eine wahre Dichotomie regelmässig vorkommt!

Derartige, zu bestimmten Funktionen zweckmässig eingerichtete Organe erklärt eine andere Wissenschaft, die Organographie. Der Unterschied zwischen Morphologie und Organographie ist erst in letzterer Zeit hervorgetreten, zumal nach dem Erscheinen des grossen Werkes Goebels »Organographie der Pflanzen.« A. Pyr. De Candolle hat sein morphologisches Werk auch mit dem Titel »Organographie« bezeichnet, obwohl es hauptsächlich nur die Morphologie (teilweise auch Anatomie) enthält. Die Organographie beschreibt und behandelt den Zusammenhang einer bestimmten Pflanzenfunktion mit der Entwickelung der betreffenden Organe ohne Rücksicht auf die morphologische Bedeutung derselben. So belehrt uns die Organographie, wie ein bestimmtes Organ sich durch die Einwirkung des Lichtes, der Wärme, der Gravitation, des Wassers, Druckes etc. verändert. Hiebei ist es dem Organographen gleichgiltig, ob das Rhizom, mit welchem er sich beschäftigt, ein Sympodium oder ein Monopodium ist, ob dessen Ranke die Bedeutung eines Blattes oder einer Achse besitzt, ob eine Knolle eine Wurzel- oder Achsenprovenienz hat.

Die Organographie hat nähere Berührungen mit der Anatomie und Physiologie als mit der Morphologie. Jene drei Wissenschaften haben einen so engen Zusammenhang, dass eine von der anderen nicht getrennt werden darf. Sie sind untereinander beiläufig in demselben untrennbaren Verhältnisse, wie anderseits die Morphologie, Systematik, Geographie und Palaeontologie der Pflanzen.

Die Organographie und Morphologie sind Parallelwissenschaften. Sie stehen zu einander nicht in einem Antagonismus, denn eine jede von ihnen löst die Bedeutung der Pflanzenorgane von einem andern Standpunkte, jede gelangt zu richtigen und für die Erkenntnis des Lebens und der Entwickelung des Pflanzenreiches überhaupt bedeutsamen Schlüssen.

Wie schon gesagt, sind diese Wissenschaften nicht antagonistisch, da eine der andern zum Vorteile sein kann. Indem die Morphologie die Aufgabe hat, irgend ein Organ, welches eine ungewöhnliche Gestalt angenommen hat, zu erklären, lässt sie sich durch dessen Form nicht beirren, wenn sie aus der Organographie weiss, warum es diese Gestalt angenommen hat.

Zur Aufklärung des Verhältnisses der oben erwähnten Wissenschaften wollen wir folgendes, von Goebel selbst in seinem Werke zitirtes Beispiel anführen. Die centrale Placenta des Himelschlüssels (Primula) beendet die Blütenachse, indem dieselbe von dem Fruchtblatt vollständig abgesondert ist. Auf der kegeligen Placenta sitzen Eichen, welche also in keinem Zusammenhange mit den Fruchtblättern sind, welche die Wände des hohlen, einfächerigen Fruchtknotens bilden.

Die Entwickelungsgeschichte in diesem Falle sagt: Die Placenta der Himmelsschlüssel ist die Beendigung der Blütenachse und die Eichen sind ihr Erzeugnis, denn gleich im jüngsten Stadium ihrer Entwickelung ist sie von den Fruchtblättern gesondert und erscheint sie als eine deutliche

Fortsetzung der Achse. Die Anatomen sagen: Die Placenta ist eine Verschmelzung der Basen der Fruchtblätter, weil die Gefässbündel, welche in die Placenta eindringen, die Äste der Fruchtblättergefässbündel sind. Der Organograph Goebel sagt: Die Placenta der Himmelsschlüssel ist eine besondere Blütenneubildung, welche die Eichen trägt und ihre eigenen Gefässbündel hat, weil dieses Organ auf irgend eine Weise genährt werden muss. Die vergleichende Morphologie endlich sagt: Die Placenta der Himmelsschlüssel ist ein Zusammenfluss der basalen Lappen der Fruchtblätter, welche anscheinend die Blütenachse beenden.

An diesem Beispiele sehen wir am besten, welchen Standpunkt die genannten Wissenschaften bei der Abschätzung der Pflanzenorgane einnehmen. Die gerechtfertigste Anschauung unter ihnen ist jedenfalls jene der vergleichenden Morphologie, weil dieselbe der einheitlichen Ansicht über die Eichen und Placenten aller Phanerogamen entspricht, der Ansicht nämlich, dass das Eichen ein verändertes Blattsegment ist und als solches in jedem Falle zu dem Fruchtblatte gehören muss.

Aus dem angeführten Beispiele ist auch zu ersehen, wie Goebel bei der Abschätzung der Pflanzenorgane vorgeht: er fasst immer ein Organ so auf, wie es ist, ohne Rücksicht darauf, welche morphologische Bedeutung es hat. Auf diesem Standpunkt ist auch das ganze Werk Goebels gegründet, welches in seiner Art gewiss ein Meisterwerk ist und eine grosse Menge ausgezeichneter biologischer Beobachtungen enthält. Goebel gesteht selbst an vielen Stellen, dass er sich um die morphologische Bedeutung der Pflanzenorgane nicht kümmert und hätte wohl getan, wenn er diesem Grundsatze treu geblieben wäre und denselben consequent durchgeführt hätte. Dann wären auch seine zahlreichen polemischen Ausfälle gegen manche morphologischen Ansichten entfallen. Warum polemisirt Goebel gegen die Foliolartheorie der Eichen, warum tritt er so scharf gegen die Sprosstheorie der Fruchtschluppe der Abietineen auf, warum verwirft er mit Entrüstung die Bedeutung der Abnormitäten für die Morphologie, wenn er öffentlich gesteht, dass er sich um die Letztere nicht bekümmert. Goebel, welcher in den anatomischen und physiologischen Ansichten des berühmten Sachs aufgewachsen war, hatte deshalb niemals ein Verständnis für die vergl. Morphologie und ebendarum auch gelangte er als Nichtmorpholog in morphologischen Discussionen immer zu zweifelhaften Resultaten, obzwar er sich in seinen biologischen und physiologisch-anatomischen Arbeiten stets als ein vorzüglicher Schüler seines berühmten Lehrers erwies.

2. Die Anatomie und die Entwickelung im jugendlichen Zustande haben für die morphologische Abschätzung der Organe keine Bedeutung

Das Studium der Gewebe bei den Pflanzenorganen belehrt uns zwar über die biologischen Funktionen des betreffenden Organs, über die

morphologische Bedeutung desselben jedoch entscheidet dieses Studium nicht. Hier gilt die allgemeine Regel, dass jedes Organ mit einem solchen Gewebe versehen ist, welches dasselbe zur Ausübung einer bestimmten Funktion benötigt. Je zusammengesetzter die Funktion eines Organs ist, desto zusammengesetzter oder vollkommener ist sein Gewebe. Die Blätter z. B. verrichten im Pflanzenreiche in verschiedenen Formen verschiedene Funktionen (Assimilation, mechanische und geschlechtliche Funktionen etc.). Dem entsprechend sind in ihnen immer auch die Gewebe verschieden entwickelt. In verkümmerten, funktionslosen Schuppen ist das Gewebe äusserst unvollkommen, fast undifferenziert. Die Glieder der Gattung Wolffia (Lemnaceae) setzen sich lediglich aus einer gewissen Anzahl von gleichförmigen Zellen ohne Gefässbündel, ohne Spaltöffnungen, ohne Wurzel und ohne Achse zusammen und dennoch versetzen wir sie nicht unter die Thallus-Kryptogamen und zwar nur aus morphologischen Gründen.

Die Complicirtheit oder anatomische Vollkommenheit ändert also nichts an der morphologischen Bedeutung des Organs. Ob z. B. ein Gefässbündel in ein Organ eindringt oder nicht, ist für den Morphologen gleichgiltig. In die dornigen Emergenzen der Fruchtkarpelle von Datura tritt ein ganzer Kegel von Gefässbündeln ein und dennoch haben dieselben keine andere Bedeutung als die Trichomemergenzen. Es ist bekannt, dass ein und dasselbe Organ durch den Einfluss des Klimas oder Bodens bei einer und derselben Pflanzenart ein verschieden entwickeltes Gewebe haben kann (z. B. die Blätter der Gräser von trockenem oder feuchtem Boden, die Blätter derselben Pflanzenart, welche einmal im Wasser und ein andermal auf dem Trockenen wachsen u. s. w.). E. Dennert wollte das schwierige System der Cruciferen nach anatomischen Verhältnissen ordnen. Was für ein Resultat seine betreffenden Studien hatten, sehen wir am besten aus seiner Bemerkung: »Es kommen ja sehr häufig Fälle vor, dass einmal morphologisch sehr nahe stehende Formen infolge ihrer anatomischen Merkmale ganz unverhältnismässsig differiren; auf der anderen Seite aber rücken morphologisch höchst divergente Formen in anatomischer Beziehung möglichst nahe zusammen.«

Die mächtig wachsenden und verschiedene Funktionen verrichtenden Organe haben zusammengesetzte Gewebe, während verkümmerte oder funktionslose Organe fast gar keine Gewebe besitzen, obzwar sie ihre morphologische Bedeutung nicht eingebüsst haben. Organe, welche die Bestimmung haben gleichen Funktionen zu dienen, weisen auch gleichgeartete Gewebe auf, obgleich dieselben eine ganz verschiedene morphologische Bedeutung besitzen. So z. B. haben die dicken Keimblätter der Leguminosen und das Endosperm der Caryopse der Gräser ähnliche Gewebe. In gleicher Weise zeigen die Wurzelknollen und Rhizomknollen ein gleichgeartetes Reservegewebe.

Der Stamm eines dicotyledonen Baumes ist eigentlich aus Gliedern (Anaphyten) zusammengesetzt; im reifen Alter zeigt sich uns derselbe

aber als ein einheitlicher, zusammhängender Körper, welcher sein Centralsystem von Gefässbündeln und ein Rindensystem enthält. Von den gewesenen Blättern und Gliedern ist keine Spur mehr vorhanden, obzwar der Morpholog theoretisch diese Glieder hier voraussetzen muss.

Alle schon von Anfang an (congenital) zusammengewachsenen Teile der Pflanze, namentlich die Blütenteile (Kelchblätter, Kronblätter, Staubgefässe, Fruchtknoten) pflegen häufig anatomisch so geformt zu sein, dass wir an ihnen aus den Geweben die gewesenen Bestandteile nicht zu unterscheiden vermögen. Im Gegenteil finden wir im einheitlichen Organe manchmal die Gewebe so stark differenzirt, dass wir versucht werden, hier zwei verschiedenartige Organe zu suchen. Das gilt fast ausnahmslos von den Früchten, auf welchen die ursprünglichen Fruchtblätter oder Blütenbecher und andere Bestandteile niemals erkennbar sind; dagegen entstehen nach der Befruchtung auf der Frucht Gebilde mit verschiedenen Geweben. Die Frucht der Kirsche z. B. hat die äussere Hülle fleischig und die innere hart, steinig, obzwar diese beiden Schichten morphologisch demselben Karpell angehören. Die Steinfrucht der Gattungen Cycas und Zamia ist anatomisch derjenigen der Gattung Prunus auffallend ähnlich zusammengesetzt und dennoch stellt sie im ersteren Falle einen blossen Samen (ein gewesenes Eichen), im letzteren ein Karpell mit Eichen dar.

Anscheinend einfache, in Wirklichkeit aber aus mehreren, in einander verschmolzenen Bestandteilen zusammengesetzte Organe sind entweder durch congenitale oder durch die nachträgliche oder spätere Zusammenwachsung ursprünglich freier Teile entstanden. Der zweite Fall von Zusammenwachsung ist viel seltener (Reiche, Flora 1891). Dem Morphologen ist aber das Ergebnis beider Vorgänge gleichgiltig, es wäre denn, dass im zweiten Falle auch durch die Entwickelung seine theoretische Voraussetzung des ursprünglichen Zustandes der untereinander losen Teile bestätigt wird.

Wenn die fünfzipfelige Krone der Glockenblume (Campanula) entsteht, so treten zuerst auf der Oberfläche 5 Höckerchen hervor und zuletzt wölbt sich ein zusammenhängender Wall, welcher sich in ein glockenförmiges, ringsum zusammenhängendes Gebilde verlängert. Aus den fünf Zipfeln der Krone folgern wir, dass die ganze Krone theoretisch aus 5 ursprünglichen Blättchen zusammengesetzt ist. Dieses Urteil schöpfen wir auch aus dem ganzen fünfzähligen Plane der Blüte.

Das congenitale Zusammenwachsen müssen wir uns so vorstellen, dass die ursprünglichen Formen notwendigerweise aus freistehenden Teilen zusammengesetzt sein mussten. Im Verlaufe der Zeitalter wuchsen dieselben langsam zusammen, welche Eigenschaft allmälig stabil und vererblich wurde. Verwachsene Organe konnten hie und da auch durch plötzliches Erscheinen (durch Mutation) entstehen und dann weiter erblich sich fortpflanzen. Interessant sind in dieser Beziehung die palaeozoischen Equisetaceen, welche durchweg Quirle freier Blätter zeigen, während die jetzt lebenden

Schachtelhalme (Equisetum) in eine Scheide zusammengewachsene Blätter besitzen. Dass wirklich ein solches Zusammenwachsen nach und nach und immer aus ursprünglich freistehenden Teilen erfolgen musste, sehen wir wiederum aus der reihenartigen Vergleichung verschiedener Gattungen derselben Familie. So z. B. finden wir in der Familie der Saxifragaceen alle Übergänge zwischen dem vollkommen oberständigen oder freien bis zum vollkommen unterständigen Fruchtknoten und dies infolge des successiven Zusammenwachsens desselben mit dem Blütenbecher.

Gewissermassen ein entgegengesetzter Vorgang gegenüber dem Zusamenwachsen ist die Teilung. Ein einfaches Organ teilt sich ganz oder teilweise in mehrere Partieen. Eine solche Zerteilung ist manchmal so vollkommen, dass die Teile alle gleich sind, sowohl in der Form als in der Grösse und dass hier in dieser Beziehung der ursprünglich ungeteilten Partie gleich sind. Dies sehen wir an den verdoppelten Staubgefässen, an den Blättern der vielzähligen Wirtel u. s. w. Manchmal erscheinen in der ersten Jugend wirklich gemeinschaftliche Höckerchen, welche sich erst später in einzelne Bestandteile zerteilen (die Stamina der Gattungen Hypericum, Tilia u. a.) aber häufig erscheinen schon in der ersten Jugend auch die geteilten Bestandteile als geteilte Höckerchen. Manchmal erfolgt das Zusammenwachsen und die Teilung der Bestandteile in derselben Blüte, wie wir es an den Staubgefässen der Gattung *Corydalis* sehen. Doch diesen Gegenstand werden wir detailirt in dem Kapitel über die Blüte behandeln. Wir machen bloss darauf aufmerksam, dass das grosse und gründliche Werk Payers in dieser Beziehung massgebend ist.

Aus den hier angeführten Beispielen und Bemerkungen geht jedoch bereits hervor, dass weder die Anatomie, noch die Entwickelung in der Jugend uns davon überzeugen kann, ob ein Organ ursprünglich einfach oder zusammengesetzt war. Die Blätter in den Wirteln der Gattungen *Galium* und *Asperula* entstanden ebenfalls durch Zerteilung der Nebenblätter der ursprünglichen zwei gegenständigen Blätter, sie sind sich aber anatomisch und in der Form so gleich, dass wir an ihnen nichts Geteiltes und Besonderes erblicken. Bloss in den Übergängen an den Zweigen, wo wir allmählich einfache Blätterpaare finden und dann in der Vergleichung mit verwandten Gattungen finden wir die Deutung der Blätterwirtel der genannten zwei Gattungen.

Es kann sonach nur die vergleichende Methode uns die Auslegung der verwachsenen oder geteilten Pflanzenorgane vermitteln, keineswegs aber die Anatomie oder die Entwickelung in der Jugend.

Auch ganze Systeme von Gefässbündeln und anderen Geweben können sehr verschieden entwickelt sein, ohne dass sich der morphologische Wert der betreffenden Pflanzengattungen ändern würde. Wir brauchen in dieser Beziehung bloss auf die zusammengesetzte und vollkommene anatomische Structur der baumartigen Gattungen der palaeozoischen Equisetaceen

gegenüber der jetzt lebenden Gattung *Equisetum* oder auf die baumartigen *Dracaenen*, *Yucca*, *Fourcroya* gegenüber den andern krautartigen Liliaceen hinzuweisen. Übrigens ist auch das bemerkenswert, dass wir in vielen Familien gleichzeitig sowohl kraut- als auch baumartige Gattungen finden.

Im Gegensatze hiezu müssen wir allerdings zugestehen, dass viele anatomische Eigenschaften ein vorzügliches Kriterium für die Beurteilung der Pflanzenverwandschaft und demnach auch der Pflanzenorgane bilden. Einige Beispiele: Die Compositen enthalten statt der Stärke Inulin, ja auch verwandte Familie der Campanulaceen enthält das letztere. Die ganze Abteilung der Cichoriaceen zeichnet sich gegenüber den anderen Compositen durch Milchgefässe aus und verrät dadurch auch ihre Verwandtschaft mit der Familie der Campanulaceen. Alle Labiaten scheiden in ihren Drüsen aetherische Öle aus. Alle Solanaceen enthalten giftige Alkaloide. Sämmtliche Gentianaceen enthalten bittere Stoffe. Die Gattung Erysimum hat immer gelbe, die Gattung Aster stets weisse, rote, oder blaue Blüten. Die verwandten Familien *Urticaceae*, *Cannabaceae*, *Moraceae*, *Ulmaceae* besitzen in den Blättern die Cystolithen, deren Form sogar nach Weddell für verwandte Arten konstant ist.

Wenn solche anatomische Kennzeichen für ganze Verwandschaftskreise gelten, so folgt daraus doch nicht, dass, wenn sich ein bestimmtes anatomisches Merkmal offenbart, dasselbe überall für alle andern Gattungen und Familien allgemein ist. Wir können z. B. nicht sagen, dass alle Euphorbiaceen Milchgefässe haben (denn es gibt unter ihnen viele, die sie nicht besitzen) oder dass alle Coniferen Harz führen (denn Taxus weist es nicht auf). Es ist eine fast allgemeine Erscheinung, dass die anatomischen Merkmale für bestimmte Verwandschaftskreise nicht allgemein sind, weil immer Ausnahmen vorkommen und diese Merkmale also unzuverlässig sich erweisen. Wenn wir also bei der Abschätzung der systematischen und morphologischen Beziehungen anatomische Merkmale benützen wollen, so müssen wir dieselben immer in die zweite Reihe stellen d. h. so, dass sie niemals entscheidend sind.

Auch die Entwickelung in der Jugend jedes beliebigen Organs kann keine Bedeutung für die Morphologie haben. Pax in seiner Morphologie (l. c.) auf S. 11 bemerkt richtig: » . . . . die Entwickelungsgeschichte zeigt unmittelbar, wie ein Organ entsteht, nicht, was es ist.«

Jedwedes Organ zeigt in der ersten Jugend sehr einfache Formen: Höckerchen, Vertiefungen, Wälle, Rinnen, aus welchen allerdings für die morphologische Wesenheit des fertigen Organs kein Urteil abgegeben werden kann. Auch morphologisch aus mehreren Teilen zusammengesetzte Organe wachsen in der Jugend als einfache und ungeteilte Organe auf. Die Jugendentwickelung erläutert uns demnach weder die Einfachheit noch die Zusammensetzung irgend eines Organs. Auch die Grössenverhältnisse und der Ort, wo das Organ in der Jugend sich entwickelt, muss nicht von Bedeutung für die Morphologie sein, weil es allgemein

bekannt ist, dass dasjenige Organ, welchem eine wichtige Funktion zugewiesen ist, sich gleich in der Jugend mächtig entwickelt, während die jugendliche Entwickelung eines reducirten Organs oder eines solchen ohne Funktion geringfügig ist. Auch der Ort, wo sich das Organ in der Jugend entwickelt, ist sehr häufig bezüglich der morphologischen Lage unentscheidend, denn häufig entwickelt es sich an derselben Stelle, wo es sich auch zur Zeit der Reife befindet und keineswegs dort, wohin es morphologisch gehört.

Ja, nicht einmal der zeitliche Vorgang, in welchem die Organe in der Jugend sich entwickeln, entscheidet darüber, ob ein Organ das erste und das andere das zweite ist, denn an vielen Beispielen kann es nachgewiesen werden, dass ein Organ, welches sich früher entwickelt, in der fortschreitenden genetischen Spirale das zweite und das zweite das erste ist.

Um dies zu beleuchten, wollen wir einige Beispiele anführen: Die Zweige der Weinrebe *(Vitis)* sind ein Sympodium in der Weise, dass die Ranke eigentlich der Abschluss eines jeden Gliedes ist; auf der Ranke sitzt ein Blatt, aus dessen Achsel ein neues Glied hervorwächst, welches sich in die Verlängerung des Zweiges stellt und die Ranke seitwärts drückt, so dass die letztere dann auf der einen und das Blatt auf der anderen Seite des ganzen Zweiges erscheint. Diese richtige Auslegung haben zuerst A. Braun und Eichler gegeben.

Nägeli und nach ihm Schwendener fanden auf Grund der Entwickelung des Vegetationsgipfels, dass der Zweig der Weinrebe einen wahren Terminalgipfel besitzt, welcher nicht nur die Blätter, sondern auch die Ranken seitlich abgliedert. Demzufolge erklärten sie den Zweig der Weinrebe als ein Monopodium, welches die Eigentümlichkeit hat, dass es die Achsenranke ausserhalb der Blattachsel (extraaxillar) trägt, was angeblich durch eine gewisse Dichotomie der Achse bei der Gattung Vitis erklärt werden könne.

Welchen Widersinn haben da Nägeli und Schwendener ausgesprochen! Also gegen alle Gesetze der Morphologie im ganzen phanerogamischen Pflanzenreiche sollen wir bei der Gattung Vitis extraxillare Zweige und eine wahre Dichotomie haben!

Statt, dass Nägeli aus seiner Beobachtung die Consequenz hätte ableiten sollen, dass obgleich bei der Gattung Vitis die Ranke wirklich terminal ist, dieselbe demnach schon in der Jugend sich als seitliches Höckerchen zeigt, dass demnach daraus klar hervorgeht, dass die morphologischen Erkenntnisse sich mit jenen der Entwickelung nicht immer decken, gab er eine so unrichtige Erklärung der Zusammensetzung des Zweiges der Weinrebe.

Ein anderes Beispiel: der Blütenstand der *Boragineen* ist das bekannte Boragoid, welches der Morphologie gemäss sympodial in Gestalt einer Wickel zusammengesetzt ist und zwar derartig, dass es auf der oberen

Seite zwei Reihen von Blüten und unterhalb derselben zwei Reihen von Bracteen trägt. Der ganze Blütenstand zeigt also eine obere und eine untere Dorsiventralseite. Da sagte Goebel: Das ist ein monopodialer Blütenstand, welcher infolge des Geotropismus sich in die Wickelgestalt umgewandelt hat. Hier ist es also wieder die geotropische Entwickelung welche diese unrichtige Auslegung gezeugt hat.

Noch ein Beispiel: In den Blüten einiger *Commelinaceen* entwickelt sich (nach Payer, Baillon u. A.) der Innenkreis von Staubgefässen früher als der Aussenkreis, obgleich nach dem akropetalen Verlaufe der äussere Kreis der erste und der innere der zweite ist.

Ein anderes Beispiel: Blütenobdiplostemonie besteht darin, dass aus zwei Staubgefässkreisen (bei den *Geraniaceen, Oxalidaceen* u. A.) der äussere Kreis über den inneren sich hinüberschiebt, so dass der innere Kreis zum äusseren und der äussere zum inneren wird. Hier sollen tatsächlich in einigen Fällen im jüngsten Stadium die äusseren Staubgefässe auf der Aussenseite als erste sich entwickeln und erst später vor den zweiten Kreis sich hinüberschieben. Aber Frank und Schumann behaupten, dass in manchen Fällen auch die obdiplostemonischen Kreise der Staubgefässe sich akropetal entwickeln, nämlich so, wie sie sind, — also die äusseren später und innerlich, und die inneren früher und äusserlich. Hier widerspricht demnach die Entwickelung in der Jugend der zeitlichen und örtlichen Bedeutung der obdiplostemonischen Staubgefässe. Hier sieht man zugleich, dass die Entwickelung denselben Gegenstand auf verschiedene Art erklärt, dass sie also für die Morphologie wertlos ist.

Noch ein Beispiel: Dass 5 Staubgefässe in der Blüte der Gattung *Primula* vor den Kronzipfeln stehen und dass es notwendig ist, dieselben noch durch einen Kreis abortirter Staubgefässe zu ergänzen, ist bekannt. Schleiden und Wigand aber haben gefunden, dass der fünfzählige Kreis der Staubgefässe der Primel sich in der Jugend als unscheinbare Höckerchen auf den Haupthöckern der Krone entwickelt und daraus leiten sie ab, dass hier die Staubgefässe blosse Anhängsel(!) der Kronenblätter sind. Über diesen Unsinn brauchen wir allerdings keine überflüssigen Betrachtungen anzustellen.

Und schliesslich ein Beispiel aus der neuesten Literatur. In Engers Natürl. Pflanzenfam.«, in der Monographie der Familie der *Orchidaceen* erklärt Pfitzer ganz ernstlich, dass der unterständige Fruchtknoten der Blüte der Orchideen als hohler Blütenstiel betrachtet werden muss, welche Ansicht bei den älteren Botanikern auf Grundlage der Entwickelung in der Jugend entstanden war. Die blosse Vergleichung mit einer Reihe von Familien der Monocotylen muss uns überzeugen, dass der Fruchtknoten der Orchideen aus 3 Fruchtblättern, wie bei allen verwandten Familien zusammengesetzt sein muss. Ist ja doch der Blütenplan der Orchideen ganz nach dem Grundplan der Familie der *Liliaceen* angeordnet und wenn bei dieser Familie der Fruchtknoten deutlich aus 3 Fruchtblättern gebildet erscheint

so kann er bei den Orchideen auch nicht anders gebildet sein. Übrigens findet man bei dem Typus der Lilioideen alle Übergänge zwischen dem ober- und unterständigen Fruchtknoten, wobei nach einem Achsenbecher keine Spur wahrzunehmen ist.

Aus all' dem geht hervor, dass die vergleichende Morphologie alle Angaben über die Entwickelung der Organe in der Jugend ignoriren muss, wenn sie Irrungen und Ungenauigkeiten vermeiden will. Die auf der Entwickelung in der Jugend gegründete Morphologie ist ein Ding der Unmöglichkeit. Die Mehrzahl der Botaniker der älteren und manche noch in der jetzigen Zeit haften hartnäckig an den Anschauungen der Entwickelung in der Jugend (R. Brown, Schleiden, Nägeli, Schwendener, Sachs, Goebel, Schumann) und vielleicht eben deshalb, weil diese sonst ausgezeichneten Forscher so viele Conflicte zwischen den Entwickelungsbeobachtungen und den morphologischen Anschauungen gefunden haben, konnten sie sich für die morphologische Wissenschaft überhaupt nicht erwärmen. Wie die Morphologie zwischen den Entwickelungs-Vorurteilen herumtaumelte, sehen wir am besten bei Wigand. Dieser tiefe Denker stand eigentlich bereits auf demselben Standpunkte, wie die heutige vergleichende Morphologie, denn er gelangte in seinen Erwägungen über die Metamorphose der Pflanzenorgane zu der Ansicht, dass die letzte Elementareinheit der phanerogamen Pflanze das Blatt sei; er hob nachdrücklich hervor, dass nur durch die vergleichende Methode morphologische Anschauungen aufgebaut werden können; er verteidigte die Bedeutung der Abnormitäten für die Morphologie, aber trotzdem stellte er die Entwickelungsgeschichte höher als die Abnormitäten und so hat er zwar die hauptsächlichsten Gesetze der Morphologie richtig aufgestellt, war jedoch genötigt gleichzeitig zu jedem Gesetze eine Menge von Ausnahmen hinzuzufügen. So hat er z. B. gewusst, dass in abnormen Fällen der Fruchtknoten der Gattungen *Trifolium* und *Lathyrus* sich in ein Blatt umwandelt, aber trotzdem hat er angenommen, dass auf Grund der Entwickelung in der Jugend alle Fruchtknoten der Leguminosen ein Achsengebilde sind. Ein andersmal sagt er wieder, dass, obgleich in abnormen Fällen der unterständige Fruchtknoten der Compositen und Umbelliferen sich in einen oberständigen verwandelt und dass an seiner Basis freistehende Perigonblättchen sitzen, hieraus nicht geschlossen werden dürfe, dass hier vielleicht der Fruchtknoten mit dem Perianth zusammengewachsen sei und das er einen Fruchtblattcharakter habe, denn die Entwickelung in der Jugend liefern den Beweis, dass bei beiden Familien der Fruchtknoten ein Achsenorgan sei. Nach Wigand waren auch die Staubgefässe einmal eine Umbildung der Blätter, ein andersmal eine Achsenumbildung, da die Placenten und Eichen in jedem dieser Fälle etwas Anderes bedeuten, jenachdem was hierüber die Entwickelung in der Jugend sagt.

Ein grosses Hindernis für die Ebnung der morphologischen Ansichten war der Umstand, dass die Blütenpläne nicht in anschauliche Diagramme

zusammengestellt wurden, denn aus der blossen Vergleichung der Blütendiagramme kann jeder Morpholog schon die Bedeutung aller Blütenorgane herauslesen. In dieser Beziehung hat sich Eichler durch sein Meisterwerk »Blütendiagramme« unsterbliche Verdienste erworben. Leider wird in neuester Zeit häufig von der Benützung von Diagrammen und Schemas bei morphologischen Auslegungen Abstand genommen; es geschieht diess in der Regel nur dort, wo für die Morphologie kein Verständnis vorhanden ist.

3. Die Abnormitäten sind für die Morphologie sehr wichtig.

Dieses Thema wurde in letzterer Zeit von Stenzel sehr eingehend durchgenommen und aufgeklärt. Derselbe hat in seinem vorzüglichen Werke über die Abnormitäten bei den Orchideen auf die in dieser Beziehung unrichtigen Auffassungen Goebels polemisch geantwortet. Überdies hat schon Wigand im J. 1850 die Bedeutung der Abnormitäten gut begriffen und dieselben allseitig behandelt.

Die Lehre von den Abnormitäten (Teratologie) wurde bereits in der älteren Zeit gepflegt. Im J. 1814 hat G. Jäger eine Arbeit über Abnormitäten veröffentlicht und eine vollkommenne Teratologie hat bereits im J. 1841 in Paris Moquin-Tandon herausgegeben. Nach diesem Autor seit dem J. 1851—1874 veröffentlichte hübsche und schön illustrierte teratologische Arbeiten Ch. Morren. Seit der Zeit wurde eine grosse Menge teratologischer Beiträge der Öffentlichkeit übergeben, von deren Inhalt man wenigstens kurze Nachrichten in dem ausgezeichneten Werke Penzigs finden kann. Vor dem hat der Engländer M. T. Masters eine vorzügliche, übersichtliche Teratologie im J. 1869 herausgegeben.

Der Erste, welcher es verstanden hat, in ausgiebiger Weise die teratologischen Befunde für die vergleichende Morphologie auszunützen, war Aug. Pyr. de Candolle; ihm nachfolgend hat sodann die Mehrzahl der älteren, hervorragenden Botaniker ernsthaft die teratologischen Erscheinungen in Betracht gezogen und dieselben zu morphologischen Auslegungen benützt.

Wir führen hier die klingendsten Namen der betreffenden Forscher verschiedener Nationalität an, wie: R. Brown, Lindley, Geoffroy de St. Hilaire, Brongniart, Röper, Engelmann, Schimper, A. Braun, Mohl, Stenzel, Caspary, Cramer, Morren, Čelakovský, Magnus, Örsted.

Ein ausgesprochener Gegner der Teratologie war in älterer Zeit eigentlich nur Sachs, in dessen Fussstapfen bis heute sein Schüler Goebel schreitet.

Es hat den Anschein, dass in demselben Masse, in welchem in der Neuzeit das morphologische Studium überhaupt im Niedergange begriffen ist, unter den Botanikern auch das Verständnis der Bedeutung der Pflanzen-

abnormitäten schwindet. Es gibt eine ganze Reihe von Botanikern, welche abnormen Erscheinungen und der betreffenden Literatur gar keine Beachtung schenken, ja manche haben sich direkt und schroff gegen deren Benützung in der Morphologie ausgesprochen (Solms-Laubach, Schumann u. A.).

Die teratologische Literatur ist zwar sehr umfangreich, aber ein grosser Teil derselben hat für die vergleichende Morphologie keinen Wert, weil sie eine blosse Beschreibung abnormer Fälle enthält, ohne aus denselben irgendwelche Deductionen für die betreffenden normalen Verhältnisse bei verwandten Pflanzen zu ziehen. Zum Begreifen teratologischer Fälle sind freilich auch morphologische Kenntnisse unbedingt erforderlich. Es geschieht häufig, dass gegen die Teratologie und Morphologie gerade von denjenigen angekämpft wird, welche dieser Gebiete unkundig sind und sich mit ganz anderen botanischen Disciplinen befasst haben.

Wigand und Stenzel machen mit Recht darauf aufmerksam, dass man die Bezeichnungen »Monstrosität« oder »Missbildung« nicht gebrauchen sollte, weil teratologische Fälle keine Monstra sondern Erscheinungen an der Pflanze sind, welche sich aus den morphologischen und biologischen Gesetzen ganz gut erklären lassen. Der passendste Ausdruck ist hier »Abnormität«.

Die Auslegung der Abnormitäten soll mit steter Rücksicht auf die normalen Verhältnisse bei demselbem Pflanzentypus oder auch bei der ganzen Verwandschaft erfolgen. Wenn ein spezieller teratologischer Fall in einen solchen Zusammenhang gebracht werden kann, so wird dadurch nicht nur seine Bedeutung, sondern auch die Bedeutung der betreffenden Organe in der ganzen Verwandschaft bestätigt. Ein glänzendes Beispiel, welche Früchte das Studium der Abnormitäten bringen kann, ist die Sprosstheorie der Fruchtschuppe der Abietineen, welche zuerst von A. Braun (1840) tradirt und welche in der neuesten Zeit energisch von Stenzel verteidigt worden ist.

Diese Theorie stützt sich auf Abnormitäten, welche an dem Zapfen der Gattungen Larix, Picea, Abies und Tsuga von einer ganzen Reihe von Forschern beobachtet wurden. Die Funde und Erklärungen aller dieser Autoren sind im Wesentlichen gleich, und im Wesentlichen sind sie in morphologischer Übereinstimmung mit den normalen Verhältnissen der Familien der Taxaceen und Ginkgaceen. Hieraus folgt, dass diese Lehre weder eine subjektive Ansicht eines Einzelnen, noch eine spekulative Phantasie ist, wie dies unlängst von Noll, Schumann und Solms-Laubach behauptet worden ist.

Im Ganzen genommen, ist die Morphologie der kryptogamischen Archegoniaten und Gymnospermen die interessanteste Partie in ganzer botanischen Wissenschaft. Hier ist der Schlüssel zu der phylogenetischen Entwickelung der Hauptzweige der Phanerogamen und zur Lösung der Evolutionsprobleme. Leider ist gerade hier die Kette des natürlichen Systems

infolge des Aussterbens wichtiger Typen in dieser Verwandschaft am meisten zerrissen. Hiefür legt das Auffinden fossiler Archegoniaten in der älteren geologischen Periode Zeugnis ab. Es lässt sich zwar erwarten, dass die Phytopalaeontologie uns in der Zukunft noch viele wichtige Momente bieten dürfte; ehe dies geschehen wird, muss uns gleichsam als Ersatz dafür die Teratologie aushelfen. Deshalb sollte jeder abnorme Fund aus dem Gebiete der Muscineen, Charophyhen, Pteridophyten und Gymnospermen sorgfältigst untersucht und wissenschaftlich ausgebeutet werden.

Es ist nicht leicht, die Definition der Pflanzenabnormität zu geben Am besten wird dies wohl in der Weise geschehen, wenn wir sagen, dass abnorm jenes Organ ist, welches sich anders ausgebildet hat, als es in der Regel bei derselben Art stattzufinden pflegt. Aber auch diese ganz allgemein gehaltene Definition bringt uns in manchen Fällen in Verlegenheit. *Allium vineale* z. B. bildet in seiner Inflorescenz statt der Blüten lauter Zwiebelchen; *Poa bulbosa* blüht in manchen Gegenden überhaupt nicht, indem sie in ihren Rispen statt der Blüten vivipare Zwiebelchen bildet. In gleicher Weise verhält sich *Polygonum viviparum*.

In allen diesen Fällen sollte sich die Blüte so ausbilden, wie es bei sämtlichen Arten der betreffenden Gattung die Regel ist — wir haben hier also eine wahre Abnormität. Diese Abnormität ist aber zu einer regelmässigen Eigenschaft der betreffenden Arten geworden. Auch die ungeschlechtlichen Knospen, Zwiebelchen und Zellkörperchen der Moose sind zwar Abnormitäten, aber sie wurden für gewisse Arten normal.

Die pelorischen Blüten kann man nicht leicht als Abnormitäten bezeichnen. Sie sind eine regelmässige Erscheinung in den Blütenständen der zygomorphen Blüten, wenn eine entwickelte Terminalblüte im Blütenstande erscheint. Weil eine solche Blüte terminal ist, so wirken auf deren Entwickelung die geotropischen Kräfte anders als auf die übrigen, seitenständigen Blüten und muss sie sich folglich regelmässig entwickeln — sie ist also eigentlich eine normale, regelmässige, obzwar ungewöhnliche Erscheinung.

Auch die *kleistogamischen Blüten* sind keine normale Erscheinung und dennoch können wir dieselben nicht ohneweiters als Abnormität bezeichnen; sie sind teilweise eine regelmässige Eigenschaft mancher Arten (z. B. bei Gattung Viola) und sind in ihrer Zusammensetzung nichts Ungesetzliches. Die *Polyembryonie*, welche gewöhnlich mit der Parthenogenese in Verbindung steht, ist eigentlich auch eine Abnormität, aber eine solche, welche eine stabilisirte Eigenschaft gewisser Pflanzenarten geworden ist. Alle *Adventivknospen* sind eine aussergewöhnliche Erscheinung, denn gesetzmässig sind blos die Achselknospen; trotzdem ist es schwer sie als Abnormität zu erklären, weil sie eine allgemeine Erscheinung in der Pflanzenwelt sind.

Über die *Ursachen* der Entstehung der verschiedenen Abnormitäten wurden schon verschiedene Ansichten ausgesprochen. In vielen Fällen ist

allerdings kein Zweifel darüber, wie die Pflanzenabnormität entstanden ist. Es sind dies fast immer pathologische Fälle, wo infolge des Pilz- oder tierischen Parasitismus oder infolge der Entstehung ungewöhnter chemischen Stoffe einige Organe auf der Pflanze sich abnorm entwickeln. Es geschieht aber häufig, dass keine der eben genannten Ursachen ihre Wirkung ausübt und die Abnormität dennoch eintritt. Ja oft erscheint inmitten einer Menge von gesunden Individuen ein einziges vollkommen gesundes mit einer Abnormität, frei von jeglichem Parasitismus, welches sonach die gleichen Lebensbedingungen hat wie die benachbarten Individuen. Goebel behauptet, dass alle Abnormitäten krankhafte Zustände sind, welche deshalb für die Auslegung normaler morphologischer Verhältnisse sich als ungeeignet darstellen.

Nach Goebel sind die Abnormitäten monstrose Gebilde ohne allen Sinn und ohne Gesetzmässigkeit, welche demnach nichts beweisen und nichts beweisen können. Wenn Goebel sich nur ein wenig unter den verschiedenen teratologischen Fällen umgesehen hätte, würde er bald selbst genug Beispiele gefunden haben müssen, wo die Abnormität nicht durch eine Krankheit verursacht worden ist.

Schon Wigand hat richtig darauf hingewiesen, dass man zwischen den pathogenen und anderweitigen Abnormitäten unterscheiden muss und Masters spricht sich in seiner Teratologie in demselben Sinne dahin aus, »dass aus den oben angeführten Fakten zu ersehen sei, wie die sogenannten monströsen Bildungen (mit Ausnahme der infolge von Krankheit oder von Verletzung entstandenen Erscheinungen) nichts Besonderes oder Fremdes gegenüber den normalen Pflanzen enthalten.«

Wenn wir auf einem ganz gesunden Individuum von *Veronica Teucrium* neben normalen Blüten auch reichlich solche mit einer fünfzipfeligen Krone finden, welche sonst normal entwickelt sind und sogar auch normale Samen hervorbringen, so wird dies gewiss Niemand einen krankhaften Zustand nennen und dennoch ist es eine Abnormität. *Fragaria elatior* mit vierzähligen Blättern ist sonst vollkommen gesund und normal, auch *Tilia* mit kapuzenförmigen Blättern trägt normale Blüten und Früchte und ist vollkommen gesund. *Melica nutans* mit ausgebildeten Bracteen unter den Rispenzweigen ist in sonstiger Beziehung normal und fruchtend. *Iris* mit ausgebildeter vierzähliger oder zweizähliger Blüte ist sonst ebenfalls normal, gesund und bringt Früchte. Die gefüllt blühenden Rosen *(Rosa)* sind ebenfalls keine pathologische Monstrosität.

Die Abnormitäten sind keineswegs in allen Fällen für die Morphologie ohne Sinn und Bedeutung, wie Goebel behauptet. Die morphologischen Abnormitäten stehen immer im Einklange mit andern Belegen, ja nicht selten bestätigen sie das, was theoretisch infolge der Reihenvergleichung ausgesprochen worden ist.

Einige Beispiele: Wenn *Forsythia* in abnorm entwickelten Blüten zwei freie Blumenblätter hat und so sich mit der Art *Fraxinus dipetala* und

gleichzeitig mit der theoretischen Voraussetzung, welche Eichler ausgesprochen hat, in Übereinstimmung befindet, so ist dies gewiss nichts Unsinniges. Also die vorhin aufgestellte Theorie wird durch die abnorme *Forsythia* bestätigt, und für Goebel ist es dennoch ein Unsinn.

Über die Deutung des Involucrums in der Familie *Dipsaceae* waren die Meinungen streitig, Eichler hat jedoch auf Grundlage der vergleichenden Methode das Involucrum für zwei verwachsene Bracteen (α, β) erklärt. Nun hat Steinheil tatsächlich in einem vergrünten Blütenstande von *Scabiosa* an der Stelle des Involucrums zwei Bracteen gefunden. Ich selbst beobachtete an der *Scabiosa caucasica* einige Blüten, in welchen aus der Involucrumsachsel zwei andere gegenständige Blüten hervortraten. Diese zwei Blüten hatten aber an der Stelle des Involucrums zwei Bracteen, welche in der Form alle Übergänge vom normalen Involucrum zu grünen Hochblättern zeigen. Die Blüten selbst waren aber normal. — Hier haben wir ein glänzendes Beispiel, wo eine Abnormität die theoretische Erklärung Eichlers bestätigt.

Bei der Gattung *Iris* entwickelt sich manchmal statt eines Staubgefässkreises noch ein zweiter Kreis, welcher bei den Iridaceen normal vollständig abortirt ist. Der Blütenplan der Iridaceen setzt diesen unterdrückten Staubgefässkreis voraus und da erscheint wirklich dieser Kreis manchmal als Abnormität, ja Heinricher hat beobachtet, dass diese Eigenschaft sogar erblich wird. Eine solche Erscheinung ist doch gewiss nciht unsinnig!

Wenn die Blüte der Gattung *Campanula* statt der zusammengewachsenen fünfzipfeligen Krone fünf bis zur Basis freie Blätter trägt, so ist dies abermals nichts Unsinniges, weil die Theorie voraussetzt, dass diese Krone ursprünglich aus fünf freien Blättern durch Zusammenwachsung entstanden ist.

Die Blattbüschel der Kiefer (*Pinus*) werden als Kurztriebe erklärt, deren Vegetationsgipfel zwischen den Nadelblättern an der Basis verkümmert ist. Wenn sich nun der abnorme Fall ereignet, dass jener Gipfel zwischen den Nadeln weiter wächst so wie der normale Zweig, so ist dies wieder kein unbegreiflicher Unsinn.

Die Nadelblätter der Gattung *Sciadopitys* sind scheinbar einfach; theoretisch aber werden sie als eine Verschmelzung zweier Nadelblätter erklärt. Und wirklich haben sich schon Fälle gefunden, wo statt eines Nadelblattes zwei (ein geteiltes) beobachtet wurden, ja auch das wurde beobachtet, dass zwischen denselben der Zweig weiter wuchs. Das kann gewiss auch kein Unsinn sein.

Die vergrünten und tatsächlich monstros aussehenden Blütenstände von *Cirsium*, *Carduus*, *Tragopogon* u. a. pflegen statt des gewöhnlichen Pappus unter der Krone fünf freie Kelchblätter zu haben. Der Pappus der Compositen wird nun wirklich als eine Umwandlung der ursprünglichen

fünf Kelchblätter ausgelegt, was auch bei einigen Gattungen normal vorkommt. Das müsste nach Goebel ebenfalls ein Unsinn sein.

Nach der Ansicht Goebels sind endlich sämmtliche vergrünte Blüten eine bedeutungslose Monstrosität, obgleich eigentlich nur durch diese Blüten ein tatsächlichlicher Beleg für die theoretische Voraussetzung geboten wird, dass Kelch, Krone, Staubgefässe und Fruchtblätter verwandelte Blätter sind.

Derartiger Belege und Beispiele ähnlicher Art giebt es eine unendliche Menge. Wir ersehen daraus, dass die morphologischen Abnormitäten ein kostbares Material für die Auslegung der morphologischen Bedeutung der Pflanzenorgane sind.

Für Goebel sind die Abnormitäten nur etwas in physiologisch-biologischer Beziehung Interessantes. Er sucht bloss den Zusammenhang derselben mit den Lebensbedingungen. Wir bestreiten nicht, dass dieser Stoff für die Richtung der Studien Goebels sehr passend und interessant ist, aber die morphologische Bedeutung der Abnormitäten hat Goebel als Nichtmorpholog nicht einmal annähernd begriffen.

Es scheint, dass dieses Nichtbegreifen der Abnormitäten bei verschiedenen Autoren überhaupt darauf beruht, dass sie alle Abnormitäten nach einem und demselben Massstabe beurteilen. Und dieser Massstab pflegt fast immer ein krankhafter oder pathogener Zustand zu sein, in welchem viele Abnormitäten erscheinen. Das ist aber ein unrichtiger Standpunkt, denn die Abnormitäten sind verschiedenen Charakters und wenn auch manche Katagorieen der Abnormitäten sich nicht in jedem Falle leicht unterscheiden lassen, so können wir doch in jedem einzelnen Falle ohne Mühe unterscheiden, ob er der Kategorie der pathogenen oder der Kategorie der morphologischen Abnormitäten zugehört.

Im Folgenden geben wir eine Analyse der Kategorieen der Abnormitäten:

1. Pathogene Abnormitäten sind diejenigen, welche durch Insekten, Pilze, Verwundung oder Eindringen chemischer, der Pflanze schädlicher Stoffe verursacht worden sind. Alle diese Ursachen haben eine enzymatische Reizung des Gewebes zur Folge, wodurch verschiedene Auswüchse und Missbildungen oder Neubildungen (Gallen, Beulen u. s. w.) entstehen. Solche Neubildungen entsprechen allerdings keinen morphologischen Gesetzen und wäre es demnach gefährlich, auch wenn es sich um verlockende Fälle handelt, dieselben für die Morphologie auszubeuten. Dergleichen pathogene Erscheinungen stehen auf einer Stufe mit den pathologischen Neubildungen im Tierreiche und bei dem Menschen. Biologische Studien in dieser Beziehung sind freilich interessant, weil hier nicht nur den Physiologen, sondern auch den Chemikern ein dankbarer Stoff geboten wird.

2. Extrem-Abnormitäten, welche sich als Extreme normaler Verhältnisse darstellen, so namentlich betreffs der Grösse, Teilung, Anzahl, Farbe und Gewandung. Beispiele: Ranunculus acer hat gewöhnlich nur 5 Blumenblätter, oft aber sind ihrer fortschreitend mehrere, 6—12. Statt zweier Keimblätter pflegen an den Embryonen 3 und auch mehrere entwickelt zu sein. Statt zweier Nadelblätter in den Brachyblasten (Kurztrieben) der Kiefer zeigen sich nicht selten 3. An Stelle dreizähliger Blüten in der Familie der Liliaceen und Iridaceen sehen wir oft vierzählige oder zweizählige Blüten, manchmal sogar fünfzählige. Hieher gehören auch die mehrzähligen Kelche und Kronen, so die 6—8zipfelige Krone der Gattungen Campanula, Myosotis, Centaurea u. a., wobei die übrigen Blütenteile ungeändert bleiben. Dies muss gewiss auf Rechnung der Teilung gesetzt werden. Hieher gehören sämmtliche Organe, welche mehr oder weniger tief in Zipfel, Lappen oder selbständige Bestandteile geteilt sind. So sind auch die verschieden geteilten Blätter aufzufassen, welche normal ungeteilt sind, die geteilten Petalen, Staubgefässe, Karpelle u. s. w.

Hieher könnten auch die verkahlten oder im Gegensatze dazu die stark behaarten Abnormitäten gerechnet werden. Im Ganzen sehen wir, dass in dieser Kategorie häufig keine genaue Grenze zwischen dem normalen und abnormalen Zustande gezogen werden kann.

3. Durch Wucherung entstandene Abnormitäten. Diese Abnormitäten entstehen durch allzuüppiges Wachstum mancher Organe oder energische und langdauernde Vegetationstätigkeit an bestimmten Stellen oder auch durch ungleichmässigen Wuchs. Was durch eine solche Tätigkeit entsteht, bekommt zwar ein eigentümliches Aussehen, aber es bietet für die Morphologie gewöhnlich nichts Interessantes oder Wichtiges, obzwar es den morphologischen Gesetzen nicht widerspricht. Hieher kann man alle Fasciationen, Torsionen der Achse, abnormale Blattstellungen am Stamme, Verrenkungen der Knospen aus der Blattachsel auf die Achse, die Durchwachsung der Blüten und Blütenstände, die Entstehung von Ästen statt der Blüten, die Verschiebung und Anwachsung der Blätter an den Tochterast, alle gefüllten Blüten (bei den Rosen u. s. w.), wo durch Wucherung sich mehr Petalen bilden als es der Blütenplan voraussetzt (keineswegs eine blosse Umwandlung der Staubgefässe in Petalen), die Durchwachsung der Früchte und Fruchtstände, die genähten und tutenförmigen Blätter, die Bildung von Catacorollen, die Verdoppelung von Zweigen, Zapfen, Früchten, die Entstehung einer Mehrzahl von Blättern u. s. w. rechnen.

4. Morphologische Abnormitäten. Die Abnormitäten, welche hieher gehören, sind diejenigen, welche sich als Umänderung von Organen in eine solche Form äussern, aus welcher sie phylogenetisch entstanden sind, oder welche eine Umwandlung in einen höheren Grad der Metamorphose zeigen. Hier haben wir also auf- und absteigende Umänderungen. Hieher muss man auch die Entstehung von Organen an solchen Stellen rechnen, wo dieselben normal gänzlich abortirt sind.

Die aufsteigenden Umwandlungen betreffen hauptsächlich die Blütenteile, wo der Kelch sich in die Krone umwandelt, die Krone in Staubgefässe und die Letzteren in Fruchtknoten.

Von diesen, durch ihre Bedeutung selbstverständlichen Fällen absehend, wollen wir unsere Aufmerksamkeit den übrigen Formen der Abnormitäten dieser lezterwähnten Kategorie zuwenden, welche wir auch atavistische Abnormitäten nennen können, weil wir an ihnen zu sehen im Stande sind, wie sich daran das Organ in der Form zeigt, in welcher es sich vormals befand, welche sich jedoch im Verlaufe der Zeit durch biologische Adaptationen verändert hat. Diese biologischen Umwandlungen erreichen manchmal einen so hohen Grad und solche Complicationen, dass der Morpholog aus dem normalen Stande des betreffenden Organs keine verlässliche Lösung zu geben vermag. Deshalb müssen wir als ein willkommenes und kostbares Hilfsmittel das Erscheinen der Abnormität eines solchen Organs in atavistischer Form begrüssen.

Als Beispiel einer atavistischen Abnormität führen wir das abgebildete Blatt der Erdbeere (Fragaria elatior), welche bekanntlich im normalen Zustande nur dreizählige Blättchen am Stielende trägt. Stellenweise kommen aber auch Fälle vor, wo unter den drei Blättchen am Blattstiele noch ein Blättchenpaar erscheint, ja ich fand sogar noch unter diesem ein kleines Blättchen aus dem zweiten Paare (Fig. 1.). Aus diesem abnormalen Falle ersehen wir nun deutlich, dass das normal dreizählige Blatt der Erdbeere durch die Verkümmerung der unteren Blättchenpaare entstanden ist. Diese aus einer Abnormität geschöpfte Deutung bestätigen uns auch normale Verhältnise bei der Gattung *Potentilla*, wo man Arten mit unpaarig gefiederten und dreizähligen Blättern findet, wo sogar bei einigen Arten auf derselben Pflanze Übergänge von gefiederten zu dreizähligen Blättern zum Vorschein kommen (P. stolonifera Lehm.). Unpaarig gefiederte Blätter sind daher die ursprünglichen und bei den Rosaceen allgemein verbreitet (Agrimonia, Poterium, Geum, Rosa u. s. w.)

Das Enstehen morphologischer Abnormitäten ist wahrlich eine bewunderungswerte Erscheinung. Verneinend müssen wir sagen, dass sie niemals das Product einer parasitischen Ansteckung oder überhaupt einer Krankheit sind. Nicht nur ich bestätige es, sondern das Gleiche tun auch andere Autoren, welche sich mit der Beobachtung dieser Abnormitäten beschäftigt haben, dass eine Pflanze, an welcher z. B. vergrünte Blüten sich zeigen, vollkommen gesund und auch in sonstiger Beziehung ganz normal ist, ja dass sie allenfalls auch inmitten anderer, vollständig gesunder Individuen steht. Es kann auch geschehen, dass die Vergrünung der Blüten an irgend einem Individuum Jahr für Jahr constant wird. Ich habe beobachtet, dass eine Lärche, welche ausnahmsweise Zapfen mit in Sprosse umgewandelten Fruchtschuppen trug, so lange sie existirte, nur solche Zapfen hervorbrachte. Einen ähnlichen Fall beobachtete Örsted an einer Fichte.

Meiner Meinung nach muss man die Erscheinung von morphologischer Abnormitäten dem plötzlichen Zurückkehren des Organs in seine ursprüngliche Form zuschreiben. Dieses plötzliche Vorkommen einer eigen-

Fig. 1. **Fragaria elatior.** Unpaarig gefiedertes Blatt als Beispiel des Atavismus. (Original.)

tümlichen Gestaltung kann an einem Individuum dauernd, ja erblich werden; wir haben da eine Erscheinung nach der Mutationstheorie (Koršinski, Vries). Schon früher sagten wir, dass das Vorkommen eines zweiten Kreises von Staubgefässen bei der Gattung *Iris* in einer

ganzen Reihe von Nachkommen sogar erblich werden kann. Auch die Extrem-Abnormitäten pflegen manchmal erblich zu werden, so z. B. die vierzähligen Blüten der sonst dreizähligen Liliaceen. Das ruft den Gedanken hervor, dass wohl auch ursprünglich bei *Paris* einmal plötzlich vierzählige Blüten aufgetreten sind, was in den nachfolgenden Generationen dann zu einer konstanten, specifischen Eigenschaft geworden ist. Das Gleiche mag bei den zweizähligen Blüten von *Majanthemum* der Fall gewesen sein. Stenzel ist ebenfalls der Ansicht, dass auf diese Weise die abweichenden Gattungen der Liliaceen entstanden sein konnten.

Weil aus der Vergleichung der Familien der Monocotyledonen folgt, dass die Blüten der Iridaceen, Orchidaceen, Zingiberaceen u. s. w. durch Reduktion aus den trimerischen Blüten der Liliaceen mit zwei Staubgefässkreisen entstanden sind und die Blüten der Liliaceen aus den trimerischen Blüten mit polycyklischen Staubgefässen der Najadaceen und Alismaceen, so müsste es uns nicht überraschen, wenn bei einer Liliacee eine Abnormität gefunden würde, welche 3—5 Kreise dreizähliger Staubgefässe hätte. Bei manchen Arten der Gattung *Smilax* kommen in Wirklichkeit normal mehrere Staubgefässkreise vor und bei der Gattung *Yucca* hat in der Tat Nicholson mehrkreisige Staubgefässe beobachtet, welche er jedoch irrigerweise als serial auslegte.

Von der physiologischen Seite liessen sich z. B. vergrünte Blüten derart erklären, dass sich in den Geweben der Pflanze solche Stoffe in genügender Menge nicht gebildet habe, welche zum Bau normaler Petalen, Staubgefässe etc. erforderlich sind und dass infolge dessen die im Plane bereits gegründete Blüte in der Jugend an Stelle der Petalen Staubgefässe und Karpelle neuerdings grüne Blätter wie auf einem vegetativen Zweige zu bilden beginnt.

Diese Theorie habe ich bereits im Anfange des Jahres 1881 (in der Zeitschrift »Flora«, wo ich die vergrünten Eichen der Gattung *Alliaria* behandelte) ausgesprochen, also fast gleichzeitig mit der bekannten, von Sachs im J. 1880 publicirten Theorie.

Die in die Kategorie der morphologischen Abnormitäten gehörigen Fälle sind folgende: alle vergrünten Blüten, wo die Blütenteile sich in normale grüne Blätter verwandeln, wo auch die Eichen in flache Blattabschnitte sich verwandeln, ferner Blüten, in welchen die verwachsenen Kronen und Kelche sich in, wenn auch nicht vergrünte, freie Blättchen verwandeln, weiter Blüten, bei welchen der unterständige Fruchtknoten zu einem oberständigen wird, wo die ursprünglich verdoppelten Staubgefässe einfache Staubfäden haben, ebenso alle einfache Blätter, welche im normalen Zustande geteilt sind, nicht minder die Umwandlung der Ranken und Dornen in die ursprüngliche Achsen- oder Blattform, schliesslich die Zerteilung verwachsener Blätter oder Achsen in die ursprünglichen Bestandteile und alle ausgebildeten Organe an Stelle von normal abortirten.

4. Homologien und Analogien im Pflanzenreiche.

Homologe Organe heissen jene Organe zweier verschiedener Pflanzenarten oder Gattungen, welche zu dem ganzen Pflanzenkörper in derselben Generation ein gleiches Verhältnis einnehmen, es mögen hiebei die Funktionen und äusserlichen Gestaltungen welche immer sein.

Die Blätter der Phanerogamen haben nicht nur an verschiedenen Pflanzen, sondern auch an derselben Pflanze die verschiedenartigste Gestalt; wir erkennen jedoch trotzdem aus ihrer Stellung an der Achse und an ihrem Verhältnisse zu den Seitenästen, dass es gleichwertige Organe sind. Sie haben manchmal auch die Gestalt von zarten Schüppchen, Stacheln und Borsten und doch sehen wir sie nicht als Trichome an, deren Stellung an der Achse und Verhältnis zu den übrigen Organen der Pflanze anders ist.

Morphologisch homologe Organe nehmen je nach ihrer Funktion die verschiedenartigste Gestalt an, was zur Folge hat, dass manchmal auch dem vorsichtigen Morphologen die nicht leichte Aufgabe herantritt auch in den verborgensten Gestaltungen den Charakter des Organs richtig zu bezeichnen. Diese Erhebungen sind die eigentliche Aufgabe der vergleichenden Morphologie.

Die Ranken z. B. haben immer die gleiche Gestalt und Funktion und dennoch ist ihr morphologischer Wert oft verschieden. Einmal sind sie eine Umwandlung der Achse, ein andersmal eine Umänderung der Blätter und ein drittesmal eine Umwandlung der Nebenblätter. Die, die Winterknospen der Bäume deckenden Schuppen haben fast durchweg eine gleiche Gestalt und dennoch sind sie einmal eine Blatt-, ein andersmal eine Nebenblattbildung. Manche unterirdischen Rhizome haben die Gestalt und die Einrichtung echter Wurzeln. Manche verflachten Achsen nehmen die getreue Gestalt der Blätter an. Die schön gefärbten Hochblätter im Blütenstande ahmen die Krone nach. Dornen haben bald den Wert von Blättern, bald von Achsen, bald auch von Trichomen.

Die mannigfaltigste Gestaltung nimmt das Blatt darnach an, welcher Funktion es dienlich ist. Das Blatt kann auch die Achse nachahmen (Juncus communis), ja selbst die Wurzel (Salvinia).

Wir sehen sonach, dass manche Pflanzenorgane eine getreue Nachahmung anderer Organe sind, obzwar sie einen ganz verschiedenen morphologischen Wert haben. Solche Gebilde nennen wir Pflanzenanalogieen. Vergleichen wir einige Beispiele:

Der Blütenstand des Gänseblümchens (Bellis perennis) hat die ausgesprochene Gestalt einer einfachen Blüte. Der Volksmund bezeichnet daher auch diesen Blütenstand einfach als »Blüte«. Die Hülle vertritt den Kelch, die Strahlblüten nehmen die Stelle der Krone und die Röhren-

blüten jene der Staubgefässe und Fruchtknoten ein. Und vollends auch sind bei vielen Compositen die Strahlblüten des Randes steril, die inneren Röhrenblüten aber entweder blos weiblich oder bloss männlich. So haben in der Tat die genannten Bestandteile des Blütenstandes der Compositen vermöge ihrer Funktionen und Gestalt die Aufgabe einfacher Blüten übernommen. Wir haben da in Wirklichkeit eine biologische Blüte, aber einen morphologischen Blütenstand. Anders gesagt: der Blütenstand der Compositen ist eine Analogie der Blüte.

Eine noch treuere Analogie der Blüte ist das Cyathium der Euphorbien, wo die männlichen Blüten auf ein einziges Staubgefäss und die weiblichen auf einen einzigen Fruchtknoten reducirt sind und Beides in einer glockenförmigen Hülle, welche sogar auch drüsige Nektarien gebildet hat, sitzt. Das Cyathium ist eigentlich aus 5 männlichen Blütenständen und einer weiblichen Blüte zusammengesetzt — und all' dies bildet eine biologische Blüte. Allein häufig ist auch diese Blüte unscheinbar und der farbigen Krone entbehrend, wo dann sich auch diese »Blüten« in einen zusammengesetzten Blütenstand vereinigen, welcher von grossen farbigen Hochblättern umgeben ist, die bei der Art E. pulcherrima feuerig rot gefärbt sind und eine strahlentörmige Krone nachahmen. Hier haben wir also eine Zusammensetzung der »Blüten« in höherem Grade.

Der Blütenstand in der Familie der *Araceen* ist ebenfalls eine schöne Analogie der Blüte. Hier stellt die sogenannte Spatha die Krone und der innere Kolben mit seinen Blüten zum Teile die Staubgefässe, zum Teile die Fruchtknoten an der Blütenachse dar. Und wirklich pflegen die männlichen Blüten separat gruppirt und auf blosse Staubgefässe reducirt zu sein. Bei der Gattung *Spathicarpa* geht die Analogie der Blüte so weit, dass die Staubgefässe zu je 3—4 in scheinbar einfache, schildtörmige Staubgefässe zusammenwachsen (Synandrie) wie beim Taxus; die kahlen Fruchtknoten aber sitzen zwischen den Staubgefässen und ringsum befinden sich sogar knopfförmige Nektarien.

Bei der Gattung *Pistia* ist schliesslich der ganze Blütenstand der Araceen in ein scheinbares Blütchen mit einer Krone und einem einzigen Fruchtknoten und einem einzigen Staubgefäss (synandrium) umgewandelt.

Auch der Blütenstand der Umbelliferen und der Gattung *Iberis* nimmt häufig die Gestalt einer einfachen Blüte an.

Die Beispiele, wo die gefärbte Krone von anderen Bestandteilen des Blütenstandes vertreten wird, sind sehr zahlreich. Bei den Gattungen *Melampyrum*, *Hydrangea*, *Lavandula Stoechas*, *Salvia Horminum*, *Astrantia*, *Bougainvillea*, gerade so wie bei den Familien der *Musaceen* und *Bromeliaceen* sind es kronenartig gefärbte Bracteen; bei den Gattungen *Polygala*, *Delphinium*, *Aconitum*, *Helleborus*, *Eranthis*, *Calluna* sind die Kelche nach Kronenart gebildet; in den Familien der *Zingiberaceen* und *Cannaceen* sind die Staminodien kronenartig umgebildet.

Nicht selten ahmen ganze beblätterte Ästchen ein gefiedertes Blatt nach, dessen Funktionen sie tatsächlich übernehmen. Ein Beispiel hiefür haben wir an *Phyllanthus glaucescens*, *Luzuriaga*, *Eustrephus* u. a. Der glänzendste Fall dieser Art sind die beblätterten Ästchen der Gattung *Taxodium*, welche so wie die gefiederten Blätter im Herbste im Ganzen abfallen.

Im Gegensatze hiezu ahmen wiederum echte Blätter scheinbar Aeste oder Achsen nach. So sind die grossen, gefiederten Blätter der brasilischen *Guarea velutina* (aus der Familie der Meliaceen) immer grün und wachsen dieselben eine lange Zeit an der Spitze wie ein seitlicher Zweig langsam nach, indem sie fortwährend neue und neue seitliche Blättchen bilden. Die Blätter der Gattung *Lygodium* (eines Farenkrautes) wachsen aus einem unterirdischen Wurzelstocke heraus, indem sie einen fortdauernden Spitzenwachstum besitzen, wobei sie nach Art eines windenden Stengels an Gegenstände sich festranken.

Die verflachten, grünen Achsen der Gattungen *Xyllophylla*, *Phyllocladus* und *Myrsiphyllum* ahmen Blätter getreu nach.

Was wir bisher von den Pflanzenanalogieen gesagt haben, betraf ausschliesslich die zweite Generation, welche aus dem befruchteten Archegonium oder aus der weiblichen Zelle im Embryosacke entstanden ist. Diese Generation besteht aus lauter Anaphyten, von denen ein jeder für sich dem Sporogone der Moose gleicht. Die erste Generation, welche noch beträchtlich in Gestalt des Prothalliums bei den Farnen entwickelt erscheint, ist die eigentliche Vegetationsgeneration bei den Muscineen. Dafür hat bei den Moosen die zweite Generation in der Gestalt des Sporogons eine verhältnissmässig nur geringe Entwickelung erreicht. Aus diesem Grunde können alle Organe der ersten Generation bei den Laub- und Lebermoosen überhaupt nicht mit ähnlichen Organen bei den Phanerogamen (zweite Generation) verglichen werden. Die Blätter der Laubmoose sind nicht congruent mit den Blättern der Phanerogamen; das Gleiche gilt von den Stengeln der Laubmoose und Phanerogamen. Auch die Blüten der Laubmoose sind denjenigen der Phanerogamen nicht gleich. Detaillirter wird dieser Gegenstand in der Abteilung, welche von den Muscineen handeln wird, besprochen werden.

Alle genannten Organe der Laub- und Lebermoose sind blosse Analogieen ähnlicher Organe der Phanerogamen. Ja, hier haben wir die bemerkenswerteste Analogie im Pflanzenreiche, weil hier morphologisch gänzlich verschiedene Organe ähnlich ausgestaltet sind und eigentlich die Moospflanze mit allen ihren Bestandteilen der phanerogamischen Pflanze entspricht. Wir finden bei den Laubmoosen ebenfalls Rhizome, Knollen, Zwiebelchen, eine ähnliche Orientirung des Blattes zum Zweige, eine ähnliche Anordnung und Gestaltung der Blätter u. s. w. Und dennoch ist dies Alles keine Homologie, sondern bloss eine Analogie.

In der Literatur ist merkwürdigerweise bisher nirgends auf dieses Verhältnis zwischen den Laubmoosen und Phanerogamen hingewiesen

worden, obzwar die Sache so deutlich ist. Wenn wir die Blätter und Stengel der Laubmoose mit den Blättern und Stengeln der Phanerogamen identificiren wollten, müssten wir consequent auch die Blätter und Stengel der Algen *Sargassum* und *Delesseria* mit den Blättern und Stengeln der Phanerogamen auf eine Stufe stellen, ja wir müssten auch die Rhizome, Wurzeln und Blätter der Gattung *Caulerpa* mit den entsprechenden Organen der Phanerogamen als identisch erklären.

Wenn wir über die bewunderungswerte Analogie zwischen den Muscineen und Phanerogamen nachdenken, so drängt sich uns der Gedanke auf, dass im Reiche der Pflanzenorganismen schon dem Plasma selbst von Urzeiten her die Fähigkeit gegeben worden ist, Organe bestimmter Formen zu erzeugen und dass diese in ihm gewissermassen latente Fähigkeit bei passenden Lebensbedingungen sich in tatsächlichen Formen geltend macht, es mag dies auf welchem Teile des Pflanzenkörpers immer sein. Nur dadurch vermögen wir uns die so oft sich wiederkehrenden Analogieen in den verschiedensten Winkeln des Pflanzensystems zu erklären. Es ist dies gewissermassen die Verkörperung der Ideen, welche dem Pflanzenplasma eingeimpft sind.'

Das vergleichende Studium der Pflanzenanalogieen in verschiedenen Verwandschaften führt uns zu wichtigen Schlüssen, was die Entstehung ähnlicher Organe und die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Pflanzentypen überhaupt betrifft. Es ist klar, dass auch zwei, nicht verwandte Pflanzentypen ähnliche Organe bilden können. Aus dieser Ähnlichkeit kann jedoch nicht gefolgert werden, dass diese beiden Typen sich aus gemeinschaftlichen Vorfahren, oder eines aus dem anderen entwickelt haben müssten, wie es die Evolutionstheorie gewiss auslegen würde. Auch die vergleichende Pflanzengeographie bietet uns Belege dafür, dass in den entferntesten Ländern bei gleichen Lebensbedingungen ähnliche Typen entstehen können. Wenn sich diese Gedanken auf den organischen Stoff überhaupt hinüberleiten liessen, so müssten wir alle organischen Formen als Resultanten der Lebens- chemischen und physikalischen Bedingungen ansehen. Die Typen der Pflanzen und Tiere sind eine mathematische Notwendigkeit gegebener Bedingungen, unter welchen sich der Welturstoff im Verlaufe der Zeit zusammengruppirt hat.

5. Reducirte Organe.

Wie in der Tier-, so kommen auch in der Pflanzenwelt verkümmerte oder gänzlich abortirte (unterdrückte) Organe vor. Beispiele: Bei den Cacteen verschwanden grösstenteils spurlos die Blätter an den Achsen; die stützenden Bracteen in der Blütentraube der Cruciferen sind vollständig verschwunden; unter dem Ährchen der Gattung *Setaria* befindet sich ein Bündel von Stielchen, an deren Ende die Ährchen voll-

ständig abortirt sind; neben dem fertilen Ährchen der Gattung *Cynosurus* steht immer ein kammförmiges Ährchen mit abortirten Staubgefässen und Fruchtknoten; in der Familie *Amarantaceae* verkümmern ganze Blütengruppen (Pupalia, Cyathula), indem sie sich in hackenförmige Stacheln verwandeln, welche dann den Früchten als Verbreitungsmittel dienen. Die erste Hauptwurzel der Farnkräuter und Monocotyledonen pflegt in der Regel bald nach der Entwickelung zu verschwinden. Bei den Blüten spielt die Abortirung eine Hauptrolle. Am häufigsten verkümmern die Staubgefässe, indem sie sich in Staminodien verwandeln oder auch ganz spurlos verschwinden. So verschwand der ganze Staubgefässkreis bei den Primulaceen und Iridaceen; bei den Labiaten verschwand eines der 5 Staubgefässe; bei der Gattung *Salvia* blieben gar nur 2 übrig; bei den Orchidaceen erübrigten von 6 Staubgefässen nur 2 oder ein einziges und bei den Marantaceen ging die Reduction so weit, dass von 6 Staubgefässen nur die Hälfte eines einzigen vorhanden ist. Das Abortiren der Blütenteile hängt gewöhnlich mit der entwickelten Zygomorphie zusammen. In diklinischen Blüten finden wir häufig Rudimente des anderen Geschlechts.

Der vergleichende Morpholog erkennt den Verlust der Blütenbestandteile ohne Schwierigkeit aus dem Blütengrundplan und aus der Vergleichung desselben mit verwandten Pflanzentypen, wo die abortirten Teile richtig entwickelt sind. So hat z. B. die Mehrzahl der monocotyledonen Familien ihre Blüten nach dem Grundplan der Liliaceen, aber meistenteils mit Abortirung der einzelnen Blütenteile angelegt. Eine vollständige Abortirung der Staubgefässe oder anderer Blütenteile wird manchmal durch die Rudimente in verwandten Gattungen verraten. So legen von der Abortirung eines Staubgefässkreises bei den Primulaceen die verkümmerten Schüppchen der Gattung *Naumburgia*, welche bei derselben anstatt der Staubgefässe des zweiten Kreises übrig geblieben sind, Zeugnis ab. Ein vorzügliches Hilfsmittel zur Constatirung der Abortirung von Blütenteilen (und auch anderer Teile an Vegetativorganen) sind jene Abnormitäten, wo die verkümmerten Teile ausgebildet erscheinen.

Die Reduction und Abortirung von Blütenteilen geht manchmal so weit, dass von der ganzen Blüte ein einziges Staubgefäss oder irgend ein Schüppchen erübrigt, von welchem wiederum nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, was für eine Bedeutung es hat. Ist eine Blüte in hohem Masse reducirt, so fällt es auch dem erfahrenen Morphologen manchmal schwer, dieselbe zu erklären und zu ergänzen und auf dieser Grundlage dann die verwandschaftlichen Beziehungen der betreffenden Pflanze zu bestimmen. Wir verweisen nur beispielsweise auf die Gattungen *Salix*, *Populus*, *Callitriche*, *Ceratophyllum*, *Platanus*, *Casuarina* und viele Gattungen der Familie der *Potamogetonaceen*, deren reducirte Blüten bisher nicht erläutert sind.

Allein nicht bloss die Blüten, sondern auch vegetative Teile sind manchmal so reducirt, dass die ursprüngliche Gestalt der Pflanze voll-

kommen verdeckt ist. So pflegt in der Familie der *Cytineen* die ganze Pflanze auf eine einzige Blüte reducirt zu sein, unsere *Cuscuta* ist ebenfalls stark reducirt; in der Familie *Podostemonaceen* pflegt die Reduction der Vegetativorgane so verworren zu sein, das es schwer fällt die Grenzen zwischen Achse, Blatt und Wurzel zu ziehen.

Die bemerkenswerteste Reduction der Vegetativ- und Blütenorgane finden wir in der Familie der *Lemnaceen*. Hier erübrigte von dem ganzen beblätterten Stengel ein einziges Blatt und von dem ganzen Blütenstande, sowie von der Blüte lediglich ein Staubgefäss und der Fruchtknoten. Die Blätter oder »Glieder« der Gattung *Wolffia* stellen uns zuletzt nur eine Gruppe von gleichförmigen Zellen dar, denn diese Glieder haben weder eine Wurzel noch Gefässbündel, noch Spaltöffnungen. Zur Blütezeit erscheint in dem vertieften »Gliede« lediglich ein Staubgefäss und ein Fruchtknoten, wornach wir erkennen, das wir es mit einer Phanerogame zu tun haben. Wenn wir die Gattung *Pistia* nicht kennen würden, welche einen merkwürdigen Übergang zu den Lemnaceen bildet, so würde bis heute kaum Jemand ahnen, dass die *Lemnaceen* eigentlich reducirte Wasserpflanzen aus der Familie der Araceen sind. Wenn wir die praehtvoll blühenden und reichbeblätterten Gattungen *Arum, Anthurium, Caladium* u. a. mit der Gattung *Lemna* und *Wolffia* vergleichen, so sehen wir am besten, wie stark ein Pflanzentypus durch Reduction verändert werden kann.

An den Blüten der Phanerogamen können wir beobachten, dass die Polymerie und Polycyklie immer die Grundlage der ursprünglichen Blüte bildet, woraus fortschreitend durch Reduction oligomerische und oligocyklische Blüten sich gestalten. Dies können wir in der Gruppe der *Magnoliaceen, Ranunculaceen* und *Berberidaceen*, dann in der Gruppe der *Rosiflorен,* in der Gruppe der *Butomaceen, Alismaceen, Juncagineen*, in der Gruppe der *Liliiflorae*, in der Gruppe der *Leguminosen* oder endlich in der Gruppe der *Capparidaceen, Papaveraceen, Cruciferen* und *Fumariaceen* verfolgen.

Bei der Beurteilung der reducirten Organe ist viel Vorsicht erforderlich, denn ein einfaches Organ, z. B. eine primitiv angelegte Blüte (beispielsweise bei den Apetalen oder bei den Amentaceen) musste sich nicht durch Reduction einer zusammengesetzten Blüte, sondern konnte sich auch von Uranfang selbst so einfach entwickeln. Man muss sich auch vor Augen halten, dass, wie in dem Tierreiche, es auch in der Pflanzenwelt viele Typen giebt, welche in ihrer Entwickelung im Verlaufe der Jahrtausende sich nicht verändert haben. Die Entscheidung, wann eine einfach organisirte Blüte eine Reduction und wann sie eine ursprüngliche Gestaltung ist, gehört allerdings zu den schwierigsten Aufgaben der Morphologie — wenigstens in manchen Fällen. Hier ist es notwendig, nicht nur die verschiedenen Pflanzentypen aus der Verwandschaft zu vergleichen, sondern auch die palaeontologischen Fakta zu berücksichtigen. In diesen Fällen ist abermals die Teratologie das wertvollste Hilfsmittel. Es ist am leich-

testen auf diesem Gebiete in ein unfruchtbares Theorisieren und in unbegründete Spekulationen zu geraten. So z. B. wäre es ein barer Unsinn, wenn man die Gymnospermen und Angiospermen in eine Evolutionsabhängigkeit bringen und die Blüten der Coniferen vielleicht zu Blüten der Angiospermen ergänzen wollte. Die Gymnospermen und Angiospermen sind parallele Pflanzenzweige, welche im Verlaufe der Zeitalter sich neben einander aus besonderen, selbständigen Voreltern entwickelt haben. Dies wird durch die Morphologie, Systematik und Palaeontologie dieser Pflanzen bewiesen. Deshalb stimme ich vollständig mit Goebel (Organographie I. p. 52) überein, welcher den Vorgang Čelakovský's »ein reines Phantasiegebäude« genannt hat, als dieser Forscher sich bemühte die Gymnospermen und Angiospermen in ein solches Verhältnis zu bringen und als Urbild der Blüten der Gymnospermen die Blüte der *Welwitschia* bezeichnete, welche, wie bekannt, die Anfänge beider Geschlechter hat. Hiezu kann ich noch beifügen, dass es nicht einmal genügend bewiesen ist, dass die *Gnetaceen* überhaupt zu den Gymnospermen gehören und dass es eben so wenig bewiesen ist, dass die *Gnetaceen* auch als Gymnospermen in irgend einem phylogenetischen Verhältnisse zu den übrigen Gymnospermen (z. B. zu den Coniferen) stehen.

Die grösste Bedeutung haben die Abortirungen oder Reductionen der Embryonalorgane. Die Verfolgung dieser Entwickelung ist für die Morphologie von sehr grosser Bedeutung, denn von hier aus schöpfen wir die Grundbegriffe der phylogenetischen Entwickelung der Hauptzweige des Pflanzenreiches. Die gewesene Moospflanze reducirt sich bei den Pteridophyten auf ein blosses Prothallium, bei den Gymnospermen auf ein blosses Endosperm und einige Zellen in dem Pollenkorn. Dagegen verwandelt sich bei den Phanerogamen das einförmige und primitive Sporogon der Moose in einen, aus einigen Organen zusammengesetzten Embryo, welcher später zu einem zusammengesetzten, ganzen Körper aufwächst, welcher einen Stengel, Zweige, Blätter, Wurzeln und Geschlechtsorgane von grosser Zusammengesetztheit trägt. Hier sehen wir also, wie sich gleichzeitig die erste Generation reducirt und die zweite Generation im Gegenteil zu einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit entwickelt. Doch über diesen Gegenstand wird detaillirter bei den Laubmoosen und Farnkräutern, dann im zweiten Teile gesprochen werden.

6. Das Studium der Keimpflanzen.

Auch das Studium der jungen Pflanzenstadien, welche sich eben aus den Sporen oder Prothallien oder Samen entwickeln, ist für die vergleichende Morphologie von grosser Bedeutung.

Bei den Kryptogamen wächst aus den Sporen nicht immer gleich die definitive Pflanze, sondern häufig bilden sich Übergangsstadien, welche

jenachdem, auch längere Zeit selbständig vegetiren können, ja manchmal vermittelst ihrer besonderen Sporen und Vermehrungskörperchen sich fortzupflanzen vermögen. Aus dieser *ersten Generation* entwickelt sich erst die vollkommene Pflanze als *zweite Generation*. Als Beispiele führen wir das Protonema der Laubmoose, das Prothallium der Pteridophyten, die Gattungen Batrachospermum und Lemanea, das Mycelium der Pilze, die ungeschlechtlichen Stadien der Pyrenomyceten, Perisporiaceen und Mucorineen u. s. w. an.

Bei den Phanerogamen enthält schon der Same selbst einen Embryo mit den vollkommen entwickelten Bestandteilen der zukünftigen Pflanze (der Wurzel, den Blättern und der Achse). Nur ausnahmsweise bei einigen Typen (Orobanche, Orchidaceen u. a.) sind die Samenembryonen nicht in vollkommene Organe gegliedert. Auch bei den Phanerogamen entsteht manchmal aus dem Samen ein vorläufiges Stadium, aus welchem erst die definitive Pflanze emporwächst. Dieses Stadium (Orobancheen, Balanophoraceen, Hydnoraceen, Pirolaceen) entspricht weder der Achse noch der Wurzel und ist eine Art von Analogie des Protonemas der Laubmoose.

Ich habe es im Jahre 1892 mit dem Namen »*Prokaulom*« bezeichnet.

Die aus vollkommen entwickelten Samen keimenden Pflänzchen bieten uns häufig Manches, was morphologisch interessant ist. Aber nicht nur morphologisch interessante Momente, sondern auch constante Merkmale, durch welche ganze Gattungen und Familien charakterisirt werden, weisen uns nicht selten die Keimpflanzen auf. Die Systematik berücksichtigt gewöhnlich nur in geringem Masse diese Merkmale. Schon die Entwickelung der ersten Vegetativorgane belehrt uns über den Bau der vollkommen entwickelten Pflanze. Auf der jungen Pflanze entstehen Blätter in eigentümlicher Anordnung und von eigentümlicher Gestaltung, wie wir dieselben auf der entwickelten Pflanze nicht zu sehen pflegen. Diese Gestaltung erinnert uns nicht selten an die Formen anderer Arten und Gattungen, wodurch sie ihre Verwandtschaft mit denselben verraten. Es zeigen sich an ihnen also *atavistische* Formen. Auch pflegen die Blätter der Keimpflanzen einfach zu sein und erst an dem durch Wachstum sich streckenden Stengel teilen und gliedern sie sich allmälig, bis sie die Gestalt der zusammengesetzten Blätter der vollkommen entwickelten Pflanze erlangen. Ebenso lässt sich die Entwickelung der Nebenblätter, Ranken und Blattsprosse, die Entstehung der Knollen, Zwiebeln, Wurzelstöcke, Haupt- und Nebenwurzeln, der Bau der Sympodien in der Jugend schön verfolgen. Das Studium der Keimpflanzen ist auch deshalb dankbar, weil es auch an exotischen Pflanzen an den aus fremden Ländern zu uns gelangenden Samen ausgeübt werden kann. Es steht zu hoffen, dass die Morphologie in der Zukunft aus diesen Forschungen wichtige Fakta gewinnen wird.

7. Was ist mehr oder weniger vollkommen.

Dieses Thema scheint selbstverständlich zu sein und jeder Botaniker hat in dieser Beziehung seine festgelegten Begriffe. Niemand zweifelt daran, dass z. B. die *Spirogyra* unvollkommener ist als ein Laubmoos und ein Laubmoos unvollkommener als die Linde.

Der Begriff der Vollkommenheit einer Pflanze oder eines Organs identifizirt sich mit dem Begriffe ihrer Zusammengesetztheit, d. h. was vollkommener ist, ist auch complicirter und umgekehrt.

Bei den Zellkryptogamen, so insbesondere bei den Algen können wir das Vorschreiten der einfachen zu den zusammengesetzteren Formen gut beobachten. Betrachten wir zum Beispiel die Reihe: *Closterium*, *Pandorina*, *Pediastrum*, *Spirogyra*, *Cladophora*, *Batrachospermum*, *Corallina*, *Polysiphonia*, *Delesseria*, *Sargassum*, *Fucus*. Hier deckt sich tatsächlich der Begriff der Complicirtheit mit jenem der Vollkommenheit.

Wenn wir jedoch über die *Charophyten* Betrachtungen anstellen, geraten wir schon in Verlegenheit, wie hoch wir dieselben in Bezug auf ihre Vollkommenheit einschätzen sollen. Niemand wird auch darüber Zweifel hegen, dass die Gefässkryptogamen weniger vollkommen sind als die Phanerogamen, obzwar wir darauf aufmerksam machen müssen, dass die palaeozoischen *Lycopodiaceen* und *Calamitaceen* auf einer hohen Stufe der morphologischen und anatomischen Organisation standen.

In der recenten Zeit führen auf der Erde die Phanerogamen, welche allgemein als die vollkommensten Typen in der phylogenetischen Reihenfolge angesehen werden, die Herrschaft. Aus der Palaeontologie geht mit Sicherheit hervor, dass gerade diese Typen der Pflanzenwelt erst in der jüngsten Zeit massenhaft auf der Erde erschienen sind und dass sie gewiss weder aus den palaeozoischen Gefässkryptogamen noch aus den mesozoischen Gymnospermen entstanden sind. Ihre Ureltern entstanden wahrscheinlich zu derselben Zeit und aus ähnlichen kryptogamischen Formen wie die Gefässkryptogamen und Gymnospermen. Unsere Phanerogamen sind demnach gerade so alt, wie die Letzteren, nur dass ihre Ureltern infolge für sie ungünstiger Lebensbedingungen bis zum Eintritt der neuesten Zeit kümmerten, wo sie dann unter günstigen biologischen Umständen sich in erstaunlicher Menge entwickelten. Im Gegensatze hiezu kümmern und verfallen heutzutage die Gefässkryptogamen. Das Alter unserer »vollkommensten« Phanerogamen ist also das gleiche, wie bei den Gefässkryptogamen und Gymnospermen, nur die einst zurückgehaltene Entwickelung derselben ist modern, neu.

Ebenso wie die modernen Phanerogamen zu so vollkommenen Formen und zu einer derart erstaunlichen Mannigfaltigkeit der Typen gelangt sind, erreichten zur Zeit des Palaeozoicums die Gefässkryptogamen eine grosse Vollkommenheit und grossen Formenreichtum.

Es könnte wohl Niemand beweisen, dass unter den lebenden Phanerogamen einige Gattungen phylogenetisch vollkommener sind als die anderen. Dass manche Gattungen complicirter sind als die anderen, darüber gibt es keinen Streit (siehe z. B. Arum—Lemna, Quercus—Podostemon, Rosa—Najas, Robinia—Casuarina). Wir sehen also, dass die Begriffe der Zusammengesetztheit und Vollkommenheit sich hier nicht decken. Ich weiss nicht, wie Jemand beweisen könnte, dass die Monocotyledonen unvollkommener seien als die Dicotyledonen, oder dass die Amentaceen weniger Vollkommenheit besässen als die Choripetalen und Sympetalen. Ich weiss nicht, wie bewiesen werden könnte, dass die Coniferen unvollkommener seien als die Angiospermen. Es geht mir nicht ein, wie Jemand aus der Morphologie, Anatomie, Entwickelung und Palaeontologie beweisen könnte, dass die Coniferen aus den Cycadeen und diese aus den Farnkräutern entstanden seien.

Mit diesen Betrachtungen gelangen wir auf das Gebiet der Evolutionswissenschaft und schon aus den hier beigefügten Bemerkungen können wir den Schluss ziehen, dass es durchaus nicht so einfach ist sofort abzuschätzen, welcher Pflanzentypus in der phylogenetischen Reihenfolge der vollkommenere sei und welcher wohl aus einem anderen sich entwickelt haben mochte. Auch wenn wir annehmen müssen, dass in engen Verwandtschaftskreisen sich Gattungen und Arten nach jenen Gesetzen entwickeln, welche Ch. Darwin zuerst synthetisch aufgestellt hat, so dürfen wir dennoch diese Descendenzentwickelung nicht dazu benützen, um mittelst derselben die Entstehung der Haupttypen der ganzen Pflanzengruppen begreiflich zu machen. Nach palaeontologischen und morphologischen Fakten urteilend gelangen wir zur Anerkennung des Parallelismus in der Entwickelung der hauptsächlichsten Typen aus gleichalterigen und gleich niedrig organisirten Ureltern (Polyphyletismus).

Doch dieses Thema ist ein sehr verwickeltes und wir verweisen diesfalls auf den dritten Teil, wo dieses Thema allseitig und in's Detail behandelt werden wird. Hier haben wir diese Frage blos berührt, damit es klar werde, welche Richtung unser ganzes Werk einschlagen wird.

I. Die Morphologie der Kryptogamen.

A. Thallophyten (Lagerpflanzen).

Der Körper der kryptogamen Pflanze ist auf den niedersten Stufen des Systems (bei den Algen und Pilzen) in verschiedenartigster Weise ausgebildet. Es sind dies kugelige, walzen- und tafeltörmige, fädige, einfache oder verzweigte, strauch- oder bandförmige etc. Gebilde. Der Körper einer solchen Pflanze ist also nicht regelmässig gegliedert, er hat keine Organe, welche den in der ganzen Abteilung der Zellkryptogamen allgemein giltigen Gesetzen unterworfen sein würden und heisst das Lager (Thallus).*) Auf dem Thallus bilden sich Sporen geschlechtliche oder ungeschlechtliche und zwar in verschiedener Weise. Die Spore ist eine einzelne äusserlich von einer Membran umgebene, unbewegliche oder vermittelst von Cilien bewegliche Zelle. Die Sporen mancher Rostpilze (Phragmidium u. a.) und Flechten (Verrucaria) sind mehrzellig; hier hat jedoch jede Zelle für sich als einfache Spore Geltung.

Der Thallus der Kryptogamen niederer Stufe enthält eine verschiedene Menge gleichmässig ausgebildeter Zellen (Spirogyra, Chaetophora, Cladophora, Ulva) oder auch ungleichmässiger Zellen, welche dann differenzierte Gewebe darstellen (Lemanea, Polysiphonia, Fucus). Aber nirgends sind wahre zusammengesetzte Gefässbündel entwickelt. Deshalb nenen wir dei Pflanzen dieser Abteilung auch Zellkryptogamen (Cryptogamae cellulares) im Gegensatze zu den Gefässkryptogamen (Cryptogamae vasculares).

Wie in der Tierwelt, so beginnen auch im Pflanzenreiche die Formen des Pflanzenkörpers, hier also des Thallus, mit aus nur wenigen Zellen zusammengesetzten oder gar einzelligen Gebilden. Die Algen und Pilze sind in den niedersten Familien sehr einfach zusammengesetzt. Es ist interessant zu beobachten, wie aus den einfachen Zellen sich fortschreitend

*) Die Bezeichnung »*Thallus*« rührt von *Acharius* her, welcher dieselbe zuerst im J. 1810 für die Bezeichnung des Flechtenkörpers anwandte

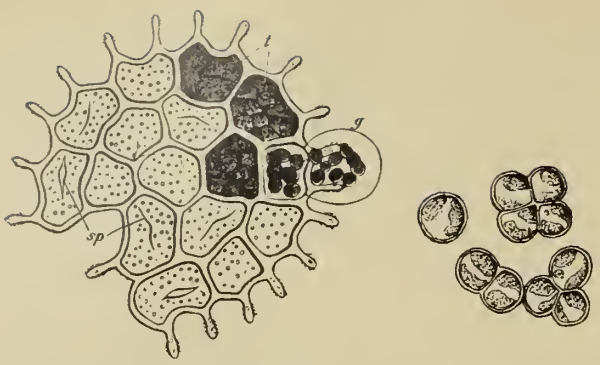


Fig. 2. **Pediastrum granulatum.** Eine Scheibe bildende Zellen, g) aus einer Zelle tritt neue Tochterkolonie heraus, sp) entleerte Zellen. (Nach A. Braun.) — **Pleurococcus vulgaris** (rechts). (Original.)

ein mehrzelliger und demnach zusammengesetzterer Thallus entwickelt. Die Diatomen sind Pflanzen, welche eine einzelne Zelle als Individuum darstellen. Während ihres ganzen Lebens verbleiben sie als einzelne, selbständige Zelle. Wenn die Diatomen buschig, in Fäden oder Ketten auftreten, so ist dies kein zusammenhängender Körper, sondern eine verschiedenzählige Gruppe von selbständigen Zellen (Individuen), welche nur durch Gallertausscheidung zusammengehalten werden.

Auch die Gattungen der Familie der *Desmidiaceen* enthalten ihr ganzes Leben über nur eine einzige Zelle. Aber schon in der verwandten Familie Zygnemaceae kommen einfache Fäden vor, deren Zellen getreu dem einzelligen Individuum der Desmidien entsprechen. Die Gattung *Chlamydomonas* lebt bis zu ihrem Absterben als gewimperte bewegliche Zelle. Viele Gattungen der Familie *Pleurococcaceen* (Fig. 2) leben als einzelne, unbewegliche Zellen, so lange sie existiren; in anderen Gattungen derselben Familie jedoch häufen sich mehrere Zellen in Kolonieen zusammen. Die Gattung *Paudorina* unterscheidet sich dadurch, dass 16 solcher Zellen sich in eine bewegliche Kolonie gruppiren und in der Gattung *Volvox* sehen wir eine ganze, grosse, aus einer ungeheueren Menge gewimperter Zellen zusammengesetzte Kugel, welche sich im Wasser bewegt.

In den Gattungen *Pediastrum* (Fig. 2) und *Hydrodictyon* bilden im vegetativen Zustande die Zellen Kolonieen (Coenobien), bei ersterer Gattung in einer tafelförmigen Form, bei der letzteren in Form eines hohlen Netzes. Wenn die Fortpflanzung eintreten soll, so teilt sich der Inhalt einer Zelle in eine Menge beweglicher und freier Zellen, welche sich sodann beruhigen, in eine der Mutterkolonie ähnliche Tochterkolonie zusammengruppiren und endlich herausströmen, um zu der natürlichen Grösse heranzuwachsen. Hier sehen wir also schön,

Fig. 3. Plasmodiumbildung der Myxomyceten. Links Plasmodium, rechts keimende Spore und bewegliche, hautlose, amoebenartige Zellen, welche auch zusammenfliessen können.

wie aus den ursprünglich einzelligen Individuen mehrzellige Lager entstehen.

Auch die Glieder in der Familie der *Cyanophyceen* sind durch grosse hyaline Zellen von einander geteilt und veranschaulichen uns derart (*Nostoc*, *Rivularia*) die Zellenkolonieen. Die Bildung der sogenannten Hormogonien (d. h. neuer Glieder in den Mutterzellen) entspricht gleichfalls vollkommen den Kolonieen bei den Gattungen *Pandorina* und *Pediastrum*.

Die niedrigste Pflanzenform ist demnach eine einzelne Zelle. Hiebei müssen wir jedoch noch zwei Fälle unterscheiden. Eine solche Zelle kann äusserlich von einer Membran umgeben sein, während ihr Inneres aus dem Plasma, Nucleus und noch anderen plasmatischen Bestandteilen besteht. Derartig waren alle Zellen der vorgenannten Gattungen. Es gibt aber auch solche Zellen, deren Inhalt blos aus dem Plasma mit einem Kern (nucleus), ohne Zellmembran besteht. Solche Zellen können auch in grosser Menge ineinander fliessen, indem sie eine formlose breiartige Masse bilden, wie wir dies in dem sogenannten Plasmodium der Myxomyceten sehen. Derlei Plasmodien (Fig. 3) können wir in den Wäldern auf Moos, Baumstrünken, vermodernden Blättern, in Form eines weissen, gelben oder rötlichen Breies bis zum Durchmesser von einigen Centimetern finden. Diese unansehnliche Masse ändert beständig ihre Form und bewegt sich sogar sehr langsam von Ort zu Ort. Im Wasser zerfällt sie in winzige unregelmässige Teilchen von amoebischer Beschaffenheit, welche wiederum leicht zusammenfliessen können. Nach längerer Zeit setzt sich das Plasmodium an einem geeigneten Substrate fest, worauf es fest wird, indem es zugleich in sonderbare Fruchtgebilde aufwächst. Es sind dies feste, rindenartige Überzüge oder in Kolben endigende Stielchen oder endlich bis erbsengrosse Kügelchen, worin sich in grosser Menge staubartige Sporen bilden. Aus der Spore keimt aus der festen Aussenwand abermals ein amoebenartiges Körperchen von unregelmässiger Form mit peitschenförmigem Ende, innen mit einem Kerne und einer Vakuole hervor. Dieses Körperchen bewegt sich im Feuchtem oder im Wasser und nachdem es sich einem anderen genähert hat, fliesst es mit demselben zusammen, bis endlich wieder ein grosses, lebendiges Plasmodium entsteht.

Bei den Myxomyceten haben wir also einen Lebens- oder Vegetationszustand der Pflanze, welcher durch ein blosses Plasma vertreten ist — es ist dies der niedrigste Begriff des Pflanzenkörpers überhaupt.

Auch bei den Algen haben wir ein merkwürdiges Zusammetreten des Plasmas in umfangreiche Körper. In der Familie der *Siphoneen* finden wir Gattungen (*Caulerpa, Vaucheria, Botrydium*), deren Körper einem verschiedenartig gebildeten Sacke ähnelt, dessen Wände von der Zellmembran gebildet werden. Bei der Gattung *Botrydium* ist dies ein, etwa wie eine kleine Erbse grosses, grünes Kügelchen, welches auf dem Schlamme austrocknender Gewässer in Menge zu sitzen pflegt. Die Basis der Pflanze steckt vermittels wurzelartiger Ästchen im Schlamme, welche jedoch mit der

Höhlung des oberirdischen, kugeltörmigen Teiles kommuniziren. Der kugelige Teil ist grün, der wurzelartige blass. Die *Vaucheria* bildet wiederum an nassen Wiesenstellen und in Gräben grüne, bis einige Centimeter lange Fäden, die keine Querwände besitzen und inwendig eine einzige, zusammenhängende Höhlung bilden, welche mit Plasma gefüllt ist. Auch hier ist der basale Teil wurzelartig verzweigt, was zur Befestigung in der Erde dient. Am sonderbarsten aber ist die *Caulerpa* (Fig. 4), eine Meeresalge, gestaltet. Dieselbe wird bis fusslang und ahmt in auffallender Weise eine phanerogame Pflanze nach! Ihr oberirdischer Teil ist in Gestalt gezähnter Blätter, verzweigter Bäumchen, Bänder, geteilter Zweige ausgebildet, woran wieder verschiedene Höckerchen und Nadeln, gleich den Blättchen an den Zweigen des Bärlapps sitzen (siehe die Monographie von Weber.). Der untere Teil ist in kriechende Rhizome umgebildet, welche in die Erde eindringende verzweigte Würzelchen treiben. Und all' das ist durch eine einzige Höhlung verbunden, in welcher loses Plasma schwimmt.

Noch merkwürdigere und zusammgesetztere Strukturen weisen die kalkigen, das Meer bewohnenden *Siphoneen* auf, welche die Korallen nachahmen, als welche man lange einige fossile Arten (Haploporella, Gyroporella u. a.) wirklich gehalten hat. Von den lebenden führen wir z. B. die Gattungen *Cymopolia* und *Acetabularia* an. Auch bei diesen, aus so vielen Gliedern, Kanälchen und Kämmerchen gebildeten Formen gibt es nur eine einzige, gemeinsame Höhlung.

Früher wurden alle obengenannten Algen, so namentlich die Gattung *Caulerpa* als eine einzige, grosse und besonders ausgebildete Zelle ausgelegt. Jetzt aber, auf Grund der Beobachtungen Sachs' und Anderer ist man zu der Erkenntnis gelangt, dass das Plasma der Caulerpa von einer ganzen Menge von Kerne durchdrungen ist, so dass es, wie das Plasmodium der Myxomyceten, sich als eine aus einer grossen Anzahl von zusammengeflossenen Zellen zusammengesetzte Kolonie darstellt. Nur dieses ganze Plasmodium der *Caulerpa* hat nach aussen die gemeinsame Zellwand ausgebildet.

Aus diesem Grunde gelangt Sachs zu dem Schlusse, dass die letzte Einheit der Pflanze nicht die Zelle, sondern der Kern (nucleus) ist, welcher aus eigener Kraft sich mit dem Plasma umgibt, der sich aus derselben eigenen Kraft teilen, ja auch die mit einer Wand umgebene Zelle erzeugen kann, und diese letzte Einheit des Pflanzenkörpers nennt er Energide.

Ich glaube, dass es für die Morphologie gleichgiltig ist, ob wir als letzte Einheit die Zelle mit dem Nucleus und dem Plasma ohne äussere Membran, oder die Zelle mit der Wand ansehen. Allerdings bildet der Nucleus den Mittelpunkt des plasmatischen Lebens, aber der Nucleus ist nur ein Bestandteil des ihn umgebenden Plasmas oder umgekehrt. Für uns ist es aber wichtiger genau festzustellen, ob die Caulerpa wirklich eine einzige Zelle (so wie die anderen Siphoneen) oder ein mehrzelliger Körper ist.

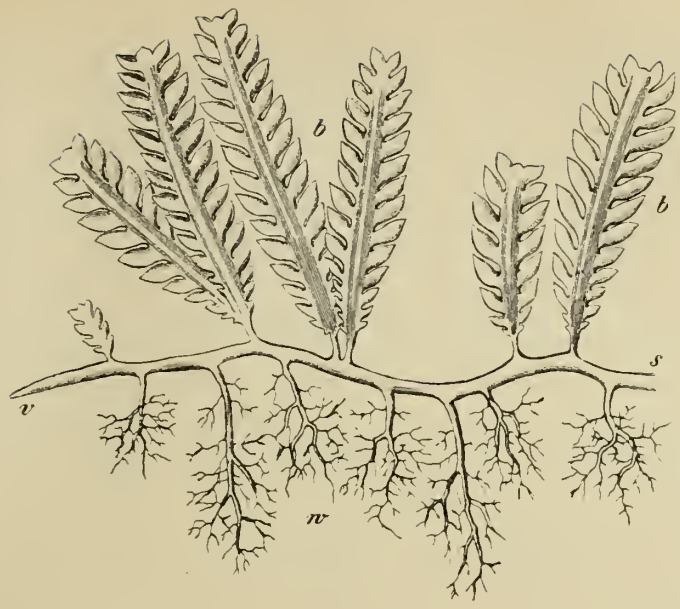


Fig. 4. **Caulerpa crassifolia**, ein Individuum in nat. Gr., v) Vegetationspunkt, w) Wurzeln, b) blattartige Ästchen. (Nach Sachs.)

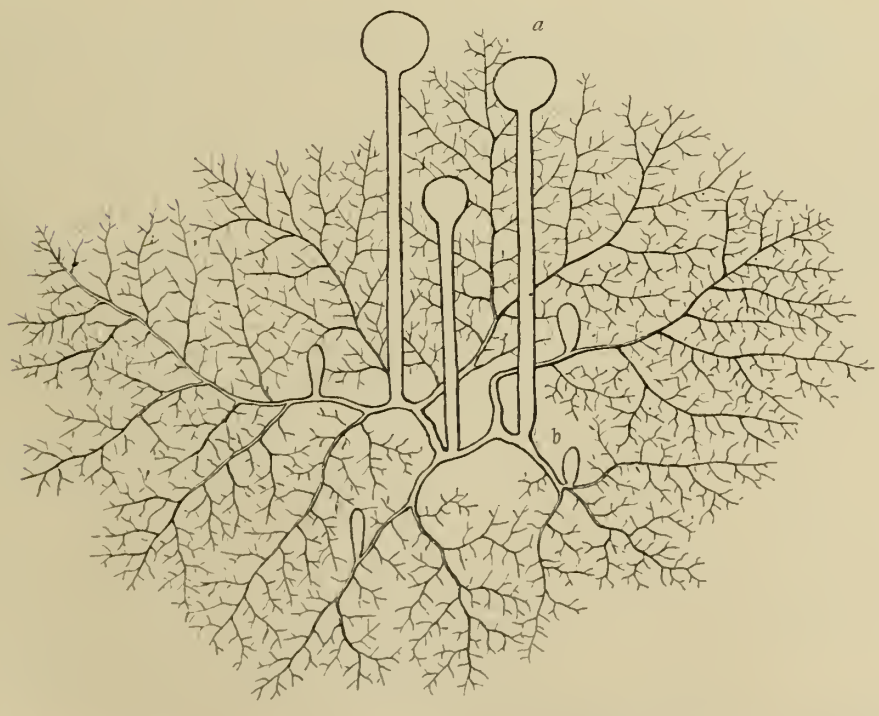


Fig. 5. **Mucor Mucedo**. Ein Mycelium, das sich aus einer Spore entwickelt hat, a) Sporenbehälter, unten Sporenbehälter in verschiedenen Entwickelungsstadien (b). (Nach Warming, Lehrb. S. 64.)

In dem zweiten Falle (in Sachs' Sinne) würde sie sich allerdings morphologisch von den Gattungen Sargassum, Laminaria etc. nicht unterscheiden.

Wir können in dieser Beziehung Sachs' Ansicht nicht teilen. Wenn wir uns umsehen, wo überall mehrkernige Zellen vorkommen, so finden wir, dass die Anwesenheit mehrerer Kerne für die Zelle nur eine spezifische Eigenschaft ist, dass jedoch dadurch der Wert der Zelle nicht geändert wird. Bei der Gattung *Cladophora* gibt es nach Zimmermann in den Zellen der Fäden(!) mehrere Kerne, obzwar hier Niemand daran zweifelt, dass die dieselben enthaltende Zelle eine einzige Zelle ist. Die verwandte Gattung *Ulothrix* hat bereits nur einen einzigen Kern in den Zellen, obzwar dies Zellen sind, welche mit jenen der Gattung der *Cladophora* als vollkommen identisch sich darstellen. Bei den Florideen sind bei derselben Art(!) die Zellen bald ein- bald mehrkernig und in der Abteilung dieser Algen sind ein- und mehrkernige Arten vorhanden

In den Milchgefässen der *Euphorbiaceen* finden sich viele Kerne, obzwar in der Jugend diese syphonisch verzweigten Gefässe sich als eine einzige, runde einkernige Zelle darstellen! Aus diesen Beispielen allein folgt also, dass sowohl die *Caulerpa* als auch ihre verwandten Gattungen sich als eine einzige, mehrkernige Zelle darstellen, und dass die Theorie Sachs' unrichtig ist. Wenn wir aber in der *Caulerpa* eine einzige Zelle haben, welche sich allein in die den Blättern, Stengeln, Rhizomen und Wurzeln ähnlichen Organe gliedert, so finden wir hier die merkwürdigste Analogie im Pflanzenreiche überhaupt, wo die blosse Zelle die wesentlichsten Bestandteile einer phanerogamischen Pflanze nachahmt. Das einzige Plasma einer einzigen Zelle vermag Organe zu entwickeln, welche bei den höheren Pflanzen von ganzen Gewebesystemen gebildet werden. Hieraus ersehen wir eine schöne Bestätigung der im Eingange angedeuteten Idee, dass die Entwickelung der Pflanzenorgane ein Ausfluss der im Pflanzenplasma enthaltenen latenten Befähigung ist. Das latente Programm der Organe verkörpert sich an den verschiedensten Stellen der Pflanze und in den verschiedensten Pflanzentypen, ja es kann sich in einer einzigen Zelle verkörpern, wie dies bei der *Caulerpa* der Fall ist.

Auch unter den Pilzen gibt es ähnliche Analogieen der *Caulerpa*, so besonders bei der Gattung *Mucor* (Fig. 5) und Verwandten dieser Gattung. Hier bildet eine einzige Zelle ein vielfach verzweigtes Mycelium, aus welchem aufrechte Stiele emporwachsen, an deren Ende sie eine kugelige Zelle tragen, worin die ungeschlechtlichen Sporen sich bilden. Diese ganze zusammengesetzte Pflanze ist eine einzige, siphonische, vielkernige Zelle. Dass es sich auch hier um eine einzige Zelle handelt, ersehen wir daraus, dass, wenn sie (bei der Gährung) in's Wasser gegeben wird, sich die Myceliumszweige durch Querwände gliedern.

Das Aufwachsen und die Formirung der mehrzelligen Pflanze bei den Algen beruht auf der wiederholten Teilung der Zelle in bestimmter

Richtung und an bestimmten Stellen. Bei den höchsten Algen (Florideae, Melanophyceae) differenzieren sich dann auch verschiedene Gewebesysteme, so des Rinden- und Centralgewebes. Sich z. B. die Gattungen *Fucus* und *Macrocystis* (Kützing tab. 32). Die Differenzierung der Gewebe, auch bei den höchsten Phanerogamen, geschieht zu dem Zwecke, damit die verschiedenen Gewebe verschiedene Funktionen verrichten. Eine zusammengesetzte Phanerogame, welche mit grünen Blättern versehen ist, gleicht schliesslich einer grossartig eingerichteten chemischen Fabrik, wo mannigfaltige organische Stoffe erzeugt werden, welche sodann durch dass Leitgewebe wie durch ein Beförderungsmittel auf den Bauplatz geschafft werden, auf dem die Pflanze neue Organe (Blüten, Ranken, Knospen, Knollen, Schuppen, Dornen etc.) producirt.

Die Differenzierung der Gewebe dient also zur Teilung der Arbeit. Die niedriger organisirten Thallophyten pflegen selten wann differenzierte Zellen zu haben und ist demnach auch deren Funktion bei allen die gleiche. Nur die zur Erzeugung von Sporen bestimmten Zellen pflegen anders geformt zu sein, was schon aus deren Zweck begreiflich ist. So hat die grosse, kugelige Kolonie der Gattung *Volvox* zwar alle Zellen gleich, aber die zur Erzeugung der Sporen und zwar sowohl der geschlechtlichen als der ungeschlechtlichen bestimmten Zellen sind grösser und anders gefärbt als die übrigen. Manchmal besteht ein ganzer Faden aus gleichen Zellen, nur die Basalzelle, vermittelst welcher der Faden an dem Substrat angeheftet ist, zeigt sich wurzelartig verzweigt (so z. B. bei der Gattung *Oedogonium*). Es ist ihr ein Befestigungszweck zugewiesen und deshalb ist sie anders gebildet.

Der Körper der Pilze, auch der grössten (Flechten, Gasteromyceten, Hymenomyceten, Tuberaceen) setzt sich blos aus vielfach verwobenen Fäden zusammen, so dass hier der Begriff eines zusammenhängenden, gleichmässigen Zellenkörpers entfällt. Aber trotzdem bilden sich auch hier aus den Fäden selbst verschiedenartig geschichtete Partieen dichterer und schütterer, weicher und harter, gallertartiger, verschieden gefärbter u. s. w. Gewebe. Wir sehen also wieder, dass die Pflanze es vermag, aus verschiedenen Stoffen zu gleichen Zwecken gleich fungirende Organe zu schaffen. Vergleichen wir z. B. aus wieviel verschiedenen Gewebeschichten die *Nidularia*, der *Phallus* oder die *Usnea barbata* zusammengesetzt ist. Ein cylindrisches Zweiglein der *Usnea barbata* hat z. B. eine feste Rindenschicht, darunter ein weiches, schwammiges Gewebe, welches eine grüne Alge enthält, darunter ein ungewöhnlich lockeres, verwebtes inneres Markgewebe und schliesslich in der Mittelachse ein überaus festes Gewebe, welches gewissermassen die innere Rippe bildet. Ebenso sind die Peridiolen von *Nidularia* aus 4 Gewebeschichten gebildet.

Das Wachstum des Algen- und des Pilzkörpers erfolgt in verschiedener Weise. Die Fadenalgen wachsen in der Weise, dass sich eine beliebige, den Faden bildende Zelle teilt (Intercalarwachstum), wodurch sich der Faden verlängert (z. B. die Ulothrichaceen,

Fig. 6. **Cladophora glomerata**. Die Scheitelzelle a) segmentiert nach hinten Zellen, welche sich noch weiter verzweigen können. (Nach Sachs.) — **Stypocaulon scoparium** (rechts). Stück des Thallus. Die terminale Zelle segmentiert regelmässige Zellen, die sich nochweiter teilen; links an derselben ein Höcker, aus welchem eine Seitenzelle entsteht und ein Seitenzweig sich entwickelt. (Nach Geyler.)

Zygnemaceen, Oedogoniaceen u. a.). Bei der Gattung *Cladophora* (Fig. 6) und deren Verwandten finden wir bereits Anfänge des Terminalwachstums. Hier nämlich sondert die Terminalzelle nach hinten fortwährend neue Zellen ab, wodurch das Wachstum bewirkt wird. Ausserdem kann sich jedwede beliebige Zelle in der Mitte des Zweiges am Ende seitwärts in einen Höcker auswölben, dieser durch eine Querwand abteilen, wodurch ein Seitenzweig entsteht. Hier haben wir also die allerprimitivste Art der Gliederung in die Hauptachsen und die Seitenzweige. Bei den höher organisirten Algen (Melanophyceen, Florideen) findet sich fast durchweg das Terminalwachstum vermittels einer Terminalzelle, welche nach hinten fortwährend Zellen abgliedert, die sich abermals teilen, bis in dem alten Thallusteile ein vielzelliges Gewebe entsteht. Sehr schön sehen wir an der Familie *Sphacelariaceen* (zum Beispiel an *Stypocaulon scoparium* Kütz. nach Geyler, Fig. 6), wie an der Spitze der Hauptachse sich die einfache Zelle befindet. Diese Zelle kann auch einen Seitenhöcker bilden, welcher sich in Gestalt einer neuen Seitenzelle abteilt, die abermals einen Seitenzweig entspriessen lässt, der aber ein beschränktes Wachstum hat. Wir haben also hier bereits deutlich gegliederte Haupt- und Nebenachsen. In den Zweigwinkeln befinden sich haarförmige Auswüchse. Pringsheim (in seiner Abhandlung über diese Familie) bemüht sich Achsen, Blätter (Seitenzweige mit beschränktem Wachstum) und haarförmige Auswüchse (welche aus Aussen-

zellen entstanden sind) zu unterscheiden. Dass sich derlei Gebilde unterscheiden lassen, darüber ist wohl kein Zweifel (wir werden uns mit denselben später noch befassen), aber dieselben mit gleicher Terminologie wie bei den Organen der Phanerogamen zu identifizieren, ist gewiss unbegründet. Die grossen Tange und Rotalgen haben aber nicht blos ein Terminal- sondern gleichzeitig auch ein Intercalarwachstum, wodurch neue Gewebe gebildet werden und der Körper der Pflanze zunimmt.

Ein besonderes Wachstum hat die *Laminaria digitata*. Dieselbe hat einen Thallus in der Gestalt eines grossen gestielten Blattes, welches unten wurzelartig in dem Substrat befestigt ist. Die Spreite ist fingerförmig geteilt. Wenn die fingerförmigen Zipfel abgestorben und abgefallen sind, beginnt sich in dem ganzen basalen Teile oberhalb des Blattstiels das Gewebe neuerdings (intercalar) zu teilen, bis die Basis selbst in eine neue fingerförmig geteilte Spreite aufwächst. Dies wiederholt sich sodann.

Die Stabilisirung des Terminalwachstums in der Tätigkeit der Terminalzelle bei den Algen ist vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie wichtig für die Vergleichung mit den Muscineen und Gefässkryptogamen, so überhaupt das Terminalwachstum mit regelmässiger Segmentation der Terminalzelle allgemein ist. Auch in dieser Beziehung weisen faktisch die vollkommen organisirten Tange und Rotalgen auf die höhere Stufe der Organisation der Muscineen hin. Wenn wir ferner auch noch das beachten, dass wir bei den grossen Tangen auch ganze Gewebesysteme, ja sogar Leitgewebe nach Art der Siebröhren finden und wenn wir erwägen, dass, wie wir noch hören werden, sich hier auch sehr bedeutend differenzierte Seitenorgane befinden, dann müssen wir in den Tangen einen unter den Thallophyten am höchsten entwickelten Pflanzentypus erblicken.

Wenn wir die Pilze mit den Algen vergleichen, so finden wir, dass die Ersteren den Letzteren gegenüber sehr niedrig organisirt sind, ja dass alle Pilze, abgesehen von den einzelligen Formen, blos einen einzigen Pflanzentypus vorstellen. Wir haben hier nämlich blos einfach gegliederte Fäden (Hyphen), welche vermöge der Terminalzelle heranwachsen, aber sich auch verzweigen können. Einen vielzelligen, in Gewebesysteme differenzirten Körper, wie wir denselben bei den Algen gesehen haben, gibt es hier nicht. Auch die grössten Formen der Pilze (Boletus, Polyporus, Amanita, Cladonia) sind aus einem Geflechte unzähliger Fäden gebildet. Das Wachstum eines Hutpilzes erfolgt lediglich nur durch das Wachsen der Fadenenden, also eventuell auf der ganzen Oberfläche des Pilzes. Dieses Wachstum geschieht manchmal erstaunlich rasch, so dass in einer einzigen Sommernacht aus dem Mycelium ein mehr als 1 Kg. schwerer Pilz emporwachsen kann. Die grosse Tätigkeit der Pilzfäden in einem solchen Falle kann nur mit der merkwürdigen Tätigkeit der Bakterien bei der vegetativen Teilung verglichen werden. Es ist auch möglich, dass das Wachstum eines in so kurzer Zeit aufgewachsenen Riesenpilzes, welcher so viel Nährstoffe enthält, nicht allein durch die Aufnahme von Nahrungsstoffen aus

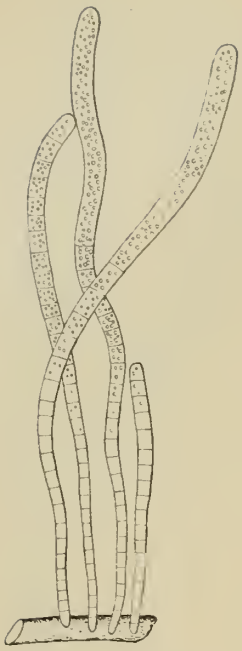


Fig. 7. Beggiatoa alba (nach Zopf).

dem Waldhumus (was eine unbegreifliche Schnelligkeit in der chemischen Zersetzung des Humus wäre), sondern, wie bei den genannten Bakterien, auch durch die Assimilation der in der Luft enthaltenen Stoffe, namentlich des freien Stickstoffes bewerkstelligt wird. In dieser Beziehung angestellte Versuche könnten sehr interessant sein. Nach Frank assimiliert den freien Stickstoff z. B. auch die Gattung *Penicillium*.

Ein jeder Pilz stellt sich uns demnach (wenn wir von den einzelligen absehen) als ein einfacher, einfach gegliederter Faden dar. Es stehen also die Pilze auf der tiefsten Stufe der Pflanzenorganisation und sie können nur mit den einfach fädigen Algen verglichen werden. Die Pilze stellen uns folglich den einzigen Pflanzentypus vor, welcher sich in der phylogenetischen Entwickelung nicht um eine einzige Stufe emporgeschwungen hat. Auch von einer morphologischen Organisation der Pilze kann unmöglich gesprochen werden. Wenn wir sonach die phylogenetische Entwickelung der Pflanzenwelt überblicken, so können wir lediglich die Algen in Betracht ziehen, denn die Pilze bedeuten uns nur eine einzige und zwar die niedrigste, biologisch aus dem Algenstamme (in Folge des Parasitismus oder Saprophytismus) degenerirte Thallusform. Dies stimmt übrigens auch mit der theoretischen Voraussetzung überein, weil die Algen als selbständig assimilirende Organismen zuerst auf unserer Erde leben mussten und deshalb auch, infolge ihrer grösseren Lebensfähigkeit, eine mannigfaltigere Entwickelung durchzumachen vermochten.

Dass die Pilze ein degenerirter Zweig der niedrigsten Algenformen sind, wird durch die Gruppe der Schizomyceten bewiesen, in welcher die Gattungen *Cladothrix* und *Beggiatoa* deutlich in die mit Chlorophyll versehenen *Oscillarien* (Cyanophyceen) übergehen. Alle Hyphen der Pilze sind blos eine Modifikation des Typus *Beggiatoa* (Fig. 7).

a) Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten.

Wenn wir die verschiedenen Arten der Fortpflanzung und insbesondere die Arten der Kopulation bei der Thallophyten, Muscineen, Gefässkryptogamen und Phanerogamen vergleichen, so finden wir, dass je höher wir gehen, die Kopulation sich auch desto mehr in einer einzigen Form stabilisirt, so das z. B. alle Muscineen und Gefässkryptogamen eine einzige

Art von Kopulation haben. Das Gleiche, wenn wir von den Gymnospermen absehen, gilt von dem ganzen grossen Reiche der Phanerogamen.

Im Hinblicke darauf finden wir bei den Thallophyten eine ganze Reihe der verschiedensten Arten geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, ja nicht selten erfolgt bei einer und derselben Gattung die Fortpflanzung auf zweier- bis dreierlei Art. Ja in derselben Familie oder Familienabteilung können wir eine ganze Stufenleiter von Kopulationsarten unterscheiden. Hieraus ersehen wir, dass in demselben Masse, in welchem sich die gesetzliche Gliederung des Pflanzenkörpers in bestimmte, bestimmten Funktionen dienende Organe festlegt, in demselben Masse auch der Kopulationsakt eine feste und einheitliche Gestalt annimmt. Bei den Thallophyten gibt es keine morphologische Einheit in der Gliederung der Organe ebensowenig wie in der Einteilung der Generationen; wir haben hier in jeder Gruppe die grösste Mannigfaltigkeit und die damit zusammenhängenden Fortpflanzungsarten.

Im Ganzen lassen sich in dieser Beziehung folgende drei Gesetze hervorheben:

1. Je höher eine Pflanze morphologisch organisirt ist oder je höher sie im System steht, desto stabilisirter und einheitlicher ist die Art und Weise der geschlechtlichen Kopulation.

2. Je vollkommener eine Pflanze im System ist, desto schärfer tritt der Unterschied zwischen den sich kopulirenden männlichen und weiblichen Zellen hervor.

3. Je vollkommener eine Pflanze im System ist, desto mehr tritt die Fortpflanzungsweise vermittels der ungeschlechtlichen Zellen in den Hintergrund.

Die *Thallophyten* zeigen allenthalben zweierlei Art von Fortpflanzung vermittels der Sporen, nämlich eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche. Die ungeschlechtliche besteht darin, dass die, auf welche Art immer aus der Mutterzelle des Thallus entwickelte Zelle direkt in einen neuen Thallus aufkeimen kann. Die Bildung und Gestalt dieser ungeschlechtlichen Sporen ist sehr verschiedenartig. Sie sind häufig mit Wimpern versehen, in welchem Falle sie sich sehr munter im Wasser bewegen (sie heissen dann Zoosporen oder Zoogonidien oder Schwärmsporen. Nach längerem Herumtummeln im Wasser setzen sie sich fest, verlieren die Wimpern und Keimen zu einem neuen Thallus auf. Wenn sie unbeweglich sind, heissen sie allgemein Gonidien.

Die Bewegung der Zoogonidien erinnert vollkommen an die Bewegung der Tiere und namentlich unter den niedrigeren Animalien treffen wir häufig ähnliche Formen. Es hat den Anschein, dass die ersten, niedrigst organisirten Algen im Allgemeinen entweder eine beständige oder eine zeitweise andauernde Bewegung freier Zellen als Individuen aufweisen. In der Familie der *Volvocineen* und *Diatomaceen* ist die Bewegung das ganze Leben über anhaltend. In der Algen-Familie der *Chlorophyceen* zeigt sie sich wenigstens in den Zoogonidien oder geschlechtlichen Zellen. Bei den Bakte-

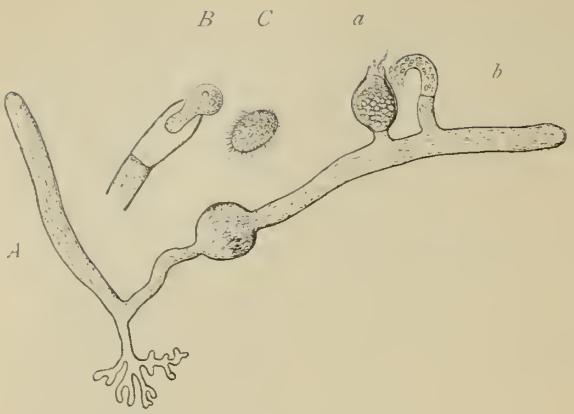


Fig. 8. **Vaucheria sessilis.** A) Ganze siphonische Pflanze, a) Oogonium im Befruchtungsstadium, b) Antheridium. B) Die Zoospore (Schwärmspore) verlässt das Zoosporangium. C) Bewegliche Zoospore. (Nach Sachs.)

rien ist dieselbe allgemein verbreitet und bei den verwandten Blaualgen (Cyanophyceen) tritt sie abermals hervor, wo sie sich in dem Rupfen ganzer Fäden äussert (Oscillaria). Die Pilze mit gegliederten Fäden (Mycomyceten) haben überhaupt die beweglichen Zellen verloren, denn weder ihre ungeschlechtlichen noch ihre geschlechtlichen Sporen zeigen eine Bewegung. Dagegen weisen die Oomyceten (Chytridiaceen, Saprolegniaceen, Peronosporaceen) noch häufig bewegliche Zellen auf. Dort, wo bereits eine vollkommene geschlechtliche Kopulation entwickelt ist, hält sich die Bewegung in der Regel blos in dem männlichen Geschlecht (d. h. in den kleineren Zellen). Dies gilt allgemein von allen Archegoniaten, ja es kommt auch noch bei den Gymnospermen vor. Das Reich der Phanerogamen schliesslich entbehrt der Bewegung in beiden Geschlechtern. Im ganzen können wir also sagen, dass die Bewegung der Kopulationszellen ein Merkmal der Kryptogamen ist.

Behufs Erläuterung des Begriffs der Zoogonidien oder Zoosporen führen wir blos 5 Beispiele an:

Bei der Gattung *Vaucheria* (Fig. 8) teilt sich am Ende des siphonischen Fadens durch Querwand eine Zelle ab. In dieser zieht sich der plasmatische Inhalt zusammen, gleichzeitig resorbirt sich am Ende die alte Zellenmembran und durch die so entstandene Öffnung läuft eine grosse, auf der ganzen Oberfläche bewimperte und munter bewegliche Zoospore heraus, welche sich schliesslich festsetzt und in eine neue Pflanze aufkeimt. Diese Zoosporen gehören zu den grössten, die wir kennen und wurden schon von Unger beobachtet.

Die Gattung Oedogonium (Fig. 9) bildet gegliederte Fäden. In irgend einer Zelle zieht

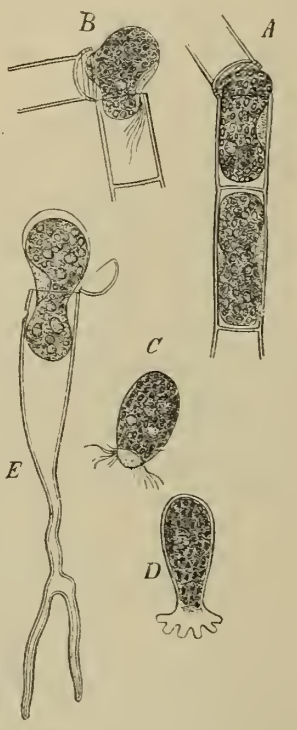


Fig. 9. **Oedogonium**, Entwickelungsgang der Schwärmsporen (Zoosporen), nach Pringsheim.

sich der Inhalt zusammen und nachdem sich der Faden ringrissig gebrochen hat, tritt aus demselben eine grüne, birnförmige, an dem verengerten Ende blasse und dort mit einem Kranze von Wimpern versehene Zelle hervor. Dieselbe bewegt sich regsam im Wasser. Endlich setzt sie sich mit dem verengerten Ende fest und keimt zu einem neuen Faden auf.

Die Gattung *Ulothrix* (Fig. 10) bildet ebenfalls dunkelgrüne, kurz gegliederte Fäden. In den Zellen zieht sich der Inhalt zusammen (manchmal teilt er sich auch noch früher) und durch die resorbirte Öffnung kommen 1—2 kugelige Zoosporen heraus, welche mit 4 langen Cilien versehen sind. Eine jede von ihnen hat einen roten Pigmentfleck.

Die Gattung *Cladophora* bildet verzweigte und gegliederte grüne Fäden, in deren Zellen sich eine grosse Anzahl kleiner, grüner mit 2—4 Cilien versehener Zellchen befinden, welche schliesslich herausströmen, einige Zeit schwärmen und direkt zu neuen Pflanzen aufkeimen.

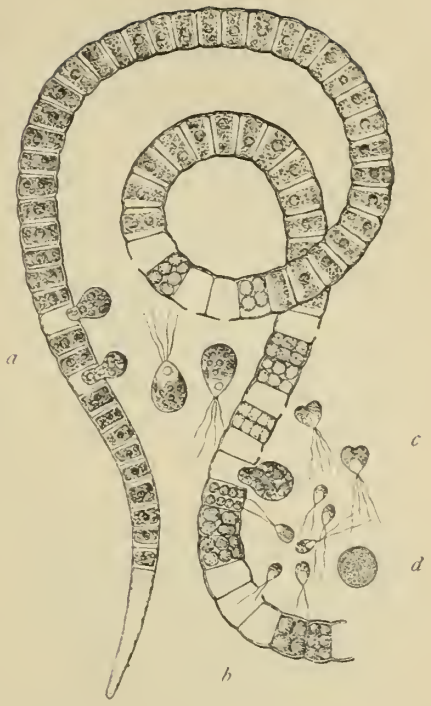


Fig. 10. **Ulothrix zonata.** a) Stück eines Fadens mit auschlüpfenden Makrozoosporen, b) Makrozoosporen, c, d) Mikrozoosporen, zwei Mikrozoosporen in Kopulation, dauernde Zygospore. (Nach Dodel-Luerssen.)

Ein auf den Kartoffeln parasitisch vorkommender Pilz *Phytophthora infestans* (Fig. 11) kommt aus den Spaltöffnungen des Blattes wie ein verzweigtes Bäumchen hervor. Auf den Zweigen desselben schnüren sich die Gonidien ab, welche jedoch nicht gleich keimen, sondern vorerst im Inneren 10 Zellen mit 2 Cilien bilden, welche wie die Zoogonidien herausströmen schwärmen und zuletzt keimen.

Die unbeweglichen Gonidien sind namentlich bei den Pilzen verbreitet. Sie bilden sich entweder durch Abschnürung oder durch Zerfallen der gegliederten Fäden in einzelne Zellchen. Sie können auch durch freie Bildung im Inneren der Mutterzelle sich bilden, obzwar dies seltener geschieht, z. B. bei der Gattung *Mucor* (Fig. 12). In der ganzen Abteilung der Rotalgen (Florideen) kommen ausschliesslich unbewegliche Sporen vor, welche häufig vierfach bei einander in besonderen Sporenbehältern sitzen (Tetrasporen).

Die Flechten haben eigentümliche Art der ungeschlechtlichen Vermehrung, welche zwar ausgiebig zur Propagation der Arten beiträgt und demnach den Gonidien der übrigen Pilze entspricht, aber morphologisch

Fig. 11. **Phytophthora infestans**, a) aus der Spaltöffnung des Kartoffelblattes tritt ein gonidientragender Zweig heraus, b) der Inhalt der Gonidie teilt sich, die Schwärmsporen verlassen die Gonidie, keimende Schwärmspore. (Original.)

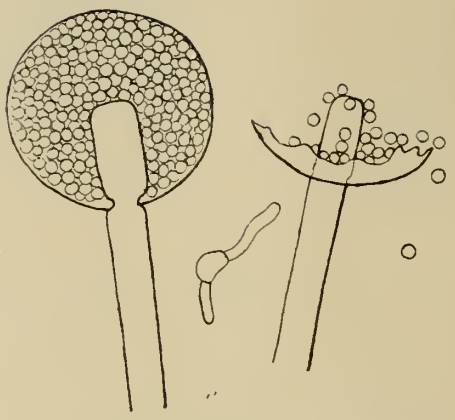


Fig. 12. **Mucor Mucedo**, ein aufrechter Myceifaden entwickelt am Ende einen Sporenbehälter, in welchem sich eine Menge Gonidien bildet; a) keimende Gonidie.

eine andere Bedeutung besitzt. Es sind dies nämlich aus dem Flechtenthallus abgesonderte, ringsum von Pilzhyphen umwobene Algenzellchen*) (Soredien). Wir haben hier also Thalluskörperchen vor uns, welche makroskopisch sich auf dem Thallus als Staub darstellen. Durch diese Thalluskörperchen vermehrt sich eine grosse Anzahl von Flechten sehr ausgiebig in Ersatz dafür, dass die durch Kopulation aus den Schläuchen an den Apothecien entstandene Sporen bei manchen Flechten sehr selten vorkommen (Cladonia rangiferina, Rindenflechten etc.). Diese Vermehrungsweise ist auch vorteilhafter als die Vermehrung durch geschlechtliche Sporen, weil in den Soredien nicht nur der Keimling des Pilzes, sondern auch jener der symbiotischen Alge enthalten ist, während aus der geschlechtlichen Spore blos der Pilz hervorkommt, welcher sich die zugehörige Alge erst suchen muss.

Zu den ungeschlechtlichen Gonidien rechnen die Autoren auch allgemein die Sporen, welche durch Abschnürung an den sogenannten Basidien bei den Basidiomyceten entstehen. Die Basidiosporen mit den Basidien bilden häufig besondere Schichten auf der Oberfläche oder im Inneren der Kämmerchen auf besonders entwickelten Fruchtkörpern. Diese Fruchtkörper (Boletus, Agaricus, Lycoperdon) erreichen oft grosse Dimensionen und wachsen aus einem eigenen, vegetativen, fädigen Pilz auf, welcher in dem Substrate wuchert (sogen. Myceiium). Unserer Meinung nach, ist es

*) Hier unrichtig und unlogisch auch »Gonidien« genannt.

notwendig die Basidiosporen morphologisch von den ungeschlechtlichen Gonidien zu unterscheiden, welch' Letztere, anderen Pilzen analog, auch bei den Basidiomyceten vorkommen, indem sie sich durch Abschnürung an den Hyphen in Gestalt sogenannter Oidien oder Chlamydosporen an verschiedenen Stellen des Pilzes bilden.

Diese sind wahre Gonidien im Sinne der übrigen Pilze. Der Basidien-Fruchtkörper entsteht nach den an den Gattungen *Agaricus* und *Coprinus* angestellten Beobachtungen an den Myceliumhyphen aus besonderen Knäuelchen, welche sich an den Öhrchen durch Verflechtung der Hyphen bilden. In den Öhrchen selbst, ebenso wie in der Verflechtung der Fäden in einen Knäuel haben wir eine Art der Fädenkopulation vor uns, wie dieselbe häufig bei den *Ascomyceten* vorkommt. Infolge dessen wäre also der Ursprung des Fruchtkörpers der Basidiomyceten ein geschlechtlicher und hätten demnach auch die Basidiosporen eine ganz andere Bedeutung als vegetative Gonidien. Ich kann es auch nicht als richtig ansehen, wenn die *Ustilagineen* und *Uredineen* mit den eigentlichen *Basidiomyceten* in eine Gruppe gestellt werden, denn die Entwickelung der Sporen in den erstgenannten zwei Familien ist eine ganz andere als bei den Basidiomyceten. Dass die Gattung *Hirneola* Basidien hat, welche den, aus den Teleutosporen der Uredineen emporwachsenden Keimen ähnlich sind, hat keine Bedeutung, denn die Basidien der *Hirneola* entstehen auf andere Weise und an einer anderen Stelle als die Teleutosporenkeime.

In der geschlechtlichen Kopulation, deren Produkt dann die geschlechtlichen Sporen sind, unterscheiden wir bei den Kryptogamen überhaupt einige Stufen:

1. Die Bildung von Auxosporen bei den Diatomaceen. Der Inhalt der Zelle beginnt sich zu vergrössern, bis er die alten Kieselschalen abwirft und sich abrundet, worauf nach einiger Zeit die so verstärkte und verjüngte Zelle sich neue Kieselschale bildet. In einer anderen Weise erfolgt dies so, dass 2 Zellen (Individuen) sich nähern und aus den auseinandergetretenen Kieselschalen der Inhalt heraustritt, welcher den Inhalt der zweiten Zelle berührt, ohne jedoch mit demselben zusammenzufliessen; dann ziehen sich beide Zellen zurück, werfen die alten Schalen ab, runden und vergrössern sich und bilden neue Schalen. Auch bei der einzelligen Alge *Schizochlamys gelatinosa* beobachtete A. Braun, dass die Zelle nach Abwerfung der äusseren Zellhaut stärker wird, sich verjüngt und mit einer neuen Zellhaut umgibt. Dieser Process ist zwar keine geschlechtliche Kopulation, aber hat wie diese Verjüngung und Erstarkung zur Folge.

2. Zwei in jeder Beziehung gleiche Zellen verbinden sich mit einander. Das Erzeugnis dieser Kopulation ist die sogenannte Zygospore. Die sich kopulirenden Zellen sind entweder unbeweglich (Aplanogameten) oder beweglich und immer frei (Zoogameten oder Planogameten).

An Beispielen für beide Modifikationen fehlt es weder bei den Algen noch bei den Pilzen. Zwei Zellen (Individua) der Familie der *Desmidiaceen*

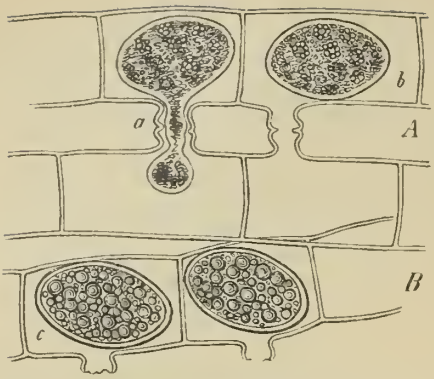


Fig. 13. **Spirogyra longata.** Kopulation zweier Fäden, c) Zygosporen. (Nach Sachs.)

(Closterium, Cosmarium) lassen aus ihren Zellwänden den Inhalt heraustreten, welcher zusammenfliesst. Das Zusammengeflossene umgibt sich mit einer festen, dauerhaften Membran und ruht in diesem Zustande als Zygospore längere Zeit hindurch im Wasser. Dieselbe springt dann auf, ihr Inhalt dringt heraus, umgibt sich mit einer neuen Membran und zerteilt sich in 2 Individuen, welche sodann herausschlüpfen.

Die Fäden der Familie der *Zygnemaceen (Zygnema, Spirogyra* Fig. 13) kopuliren sich in der Weise, dass sie sich nähern und die gegenüber liegenden Zellen höckerförmig anschwellen. Diese Höcker berühren sich und durch Resorbtion am Ende derselben entsteht eine Öffnung, durch welche der Inhalt der einen Zelle in jenen der anderen übergeht; dieser Inhalt vermischt sich und bildet so die ausruhende, starkwandige Zygospore. Dieselbe springt einfach auf und keimt dann zu einem neuen Faden.

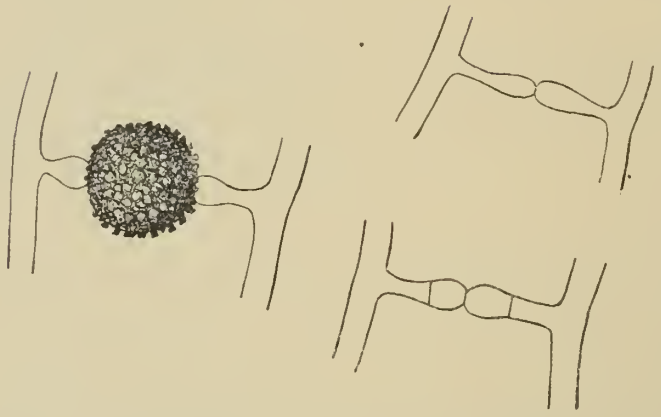


Fig. 13. **Mucor Mucedo.** Kopulation zweier Fäden, links Zygospore.

Unter den Pilzen bilden sich ähnliche Zygosporen bei der Gattung *Mucor* (Fig. 13). Die Enden zweier Fäden nähern sich und schnüren durch eine Scheidewand je eine Endzelle ab. Diese Zellen verwachsen und verschmelzen in eine einzige dauernde, von einer festen Membran umgebene Zygospore. Diese springt auf und keimt zu einem neuen vegetativen, dem Mutterorgane ähnlichen Faden empor.

Für die Kopulation zweier gleicher beweglicher Gameten können uns als Beispiel die Gattungen *Pandorina* (Fig. 14) oder *Ulothrix* (Fig. 10) dienen. Bei der letzteren Gattung teilen sich an demselben Faden, an welchem sich die grossen Zoosporen bilden, einige Zellen in eine grösere Anzahl freier kleinen Zellchen, welche herauskommen. Freigeworden, bewegen

sie sich munter mit Hilfe von zwei Cilien, dann verschmelzen sich je zwei in eine Zygospore, welche von einer festen Membran umgeben ist. In dieser teilt sich schliesslich nach einer Zeit der Inhalt in einige neue Zoosporen, welche herausströmen, sich festsetzen und zu einem neuen Faden aufkeimen. Bei der Gattung *Pandorina* kommt aus der Zygospore eine einzige, grosse Zoospore zum Vorschein, welche sich schliesslich festsetzt und deren Inhalt sich in 16 gewimperte Zellen (eine normale Kolonie) zerteilt.

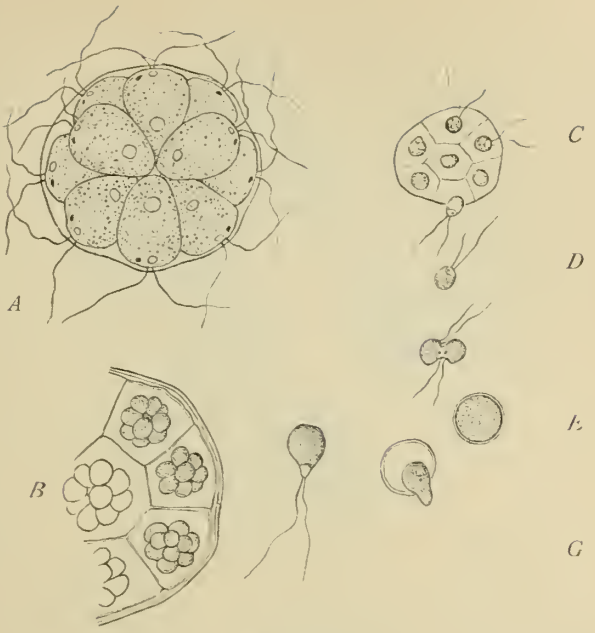


Fig. 14. **Pandorina Morum.** A) Bewegliche 16zellige Kolonie, B) Bildung neuer Tochterkolonieen, C) aus einer Kolonie treten einzelne Gameten heraus, D) die Gameten kopulieren sich, E) Zygospore, dieselbe bildet eine Schwärmspore (G). (Nach Pringsheim.)

3. Zwei, sonst ihrer Beschaffenheit nach sich vollkommen gleiche, aber ungleich grosse Gametzellen kopuliren sich mit einander und bilden eine Spore (Zygospore). Diese Stufe der Kopulation macht einen Übergang zur vollkommen geschlechtlichen Kopulation vermittels der Spermatozoiden. Als Beispiel führen wir die Art *Chlamydomonas pulvisculus* (Fig. 15) aus der Familie der *Volvocineen* an. Es ist dies nur einzellige, durch ihre Cilien immerfort bewegliche Alge. Sie vermehrt sich in der Regel derart, dass sich ihr Inhalt in zwei, der Mutterzelle ähnliche Zellen zerteilt. Ausserdem entwickelt sie aber auch noch innerlich 8, ungleich grosse Zellen (Gameten). Diese strömen heraus, bewegen sich und die kleinsten suchen die grössten auf, um sich mit ihnen zu kopulieren.

Die Gattung *Cutleria* (Melanophyceen) bildet neben den Zoosporen in besonderen Organen (Gametangien) einmal grosse, ein andermal kleine Gameten (weibliche und männliche). Die kleinen, männlichen Gameten kopuliren sich mit den grossen weiblichen zu einer Zygospore, welche ausruht und dann zu einer neuen Alge aufkeimt. Hier haben wir eine noch grössere Annäherung an die vollkommene geschlechtliche Kopulation, weil beide Gameten in Hinsicht an ihre Grösse sehr verschieden sind und bei den männlichen sich die Cilien an beiden Polen, bei den weiblichen blos in der Nähe des einen Poles befinden. Hierauf setzt sich die weibliche Gamete vor der Kopulation zur Ruhe und verliert die Cilien.

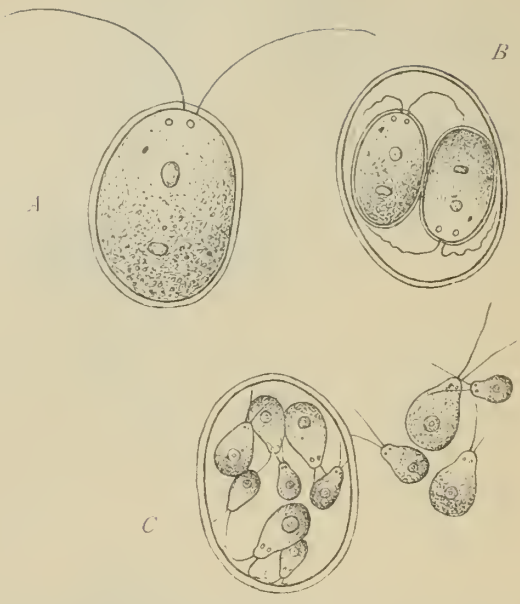


Fig. 15. **Chlamydomonas pulvisculus.** A) Vegetative, bewegliche Zelle (Individuum), innen Pyrenoid, roter Punkt, Zellkern, Vacuolen. B) Die Zelle bildet zwei Tochterzellen. C) Eine Zelle bildet 8 ungleich grosse Gameten, welche sich kopulieren.

4. Die vollkommene geschlechtliche Kopulation zwischen 2 Zellen, welche darin besteht, dass die männlichen und weiblichen Zellen in Grösse und Gestalt völlig verschieden sind. Die weibliche (Oosphaere) ist in der Regel gross und im Inneren der Mutterzelle (Oogonium) unbeweglich eingeschlossen; die männliche ist kleinwinzig, entweder durch Cilien beweglich (Spermatozoid) oder unbeweglich (Spermatie). Die Spermatozoiden bilden sich im Inneren der Mutterzellen, meistenteils in grosser Anzahl (Antheridien).

Die Entwickelung dieser Art der Kopulation ist je nach der Verschiedenheit der Thallophytenformen ebenfalls verschieden und weil aus derselben die stabilisirte Kopulation der Muscineen und Gefässkryptogamen und aus dieser dann wiederum die Kopulation der Phanerogamen sich entwickelt hat, müssen wir uns etwas detailirter mit den einzelnen Fällen befassen.

Eigentümlich ist es, dass schon in der Familie der *Volvocineen*, welcher die niedersten Algen angehören, eine vollkommene geschlechtliche Kopulation vorkommt. In der Kolonie der Gattung *Volvox* (Fig. 16.) sind nämlich grosse rötliche Zellen (bei V. globator etwa 40) eingebettet, welche uns die Oogonien vorstellen. In anderen Zellen (Antheridien) befinden sich in grosser Anzahl winzige Spermatozoiden von rotgelber Färbung, welche wie Zündhölzchen aneinander gereiht sind. Diese treten heraus, schwärmen um die weibliche Zelle herum, bis irgend ein Spermatozoid in die weibliche Zelle eindringt und die Befruchtung bewirkt. Nach der Befruchtung umgibt sich die Oospore mit einer festen schorfigen Membran. Die Spermatozoiden haben einen roten Punkt und sind sehr klein.

Dieser Art der Kopulation ähnelt die Kopulation bei den höchst organisirten Algen, den Tangen, so namentlich bei der Gattung *Fucus*. Auf besonderen, verdickten Thalluszweigen befinden sich kleine Punkte. Es sind dies die Öffnungen in die kugeligen Höhlungen (Conceptacula), worin sich eine Menge von Fädchen (Paraphysen) befinden, zwischen

welchen die gestielten grossen Oogonien und die verzweigten Spermogonien eingelagert sind. Im Inneren der Oogonien bilden sich 8 weibliche Zellen (Oosphaeren), welche zuletzt herausdringen und frei im Wasser schwimmen. Die Spermatozoiden bilden sich in grosser Menge in den an den Zweigen der Spermogonien sitzenden Antheridien. Die Spermatozoiden schwärmen um die Oosphaeren herum, indem sie dieselben umdrehen, bis sie endlich in's Innere eindringen und die Befruchtung bewerckstelligen. Die Oospore keimt dann nach einiger Zeit direkt zu einer neuen Pflanze auf. Hier ist also die Eigentümlichkeit, dass sich die weibliche Zelle ausserhalb des Pflanzenkörpers befruchtet; übrigens ist der Kopulationsakt mit dem Vorerwähnten im Wesentlichen gleichartig.

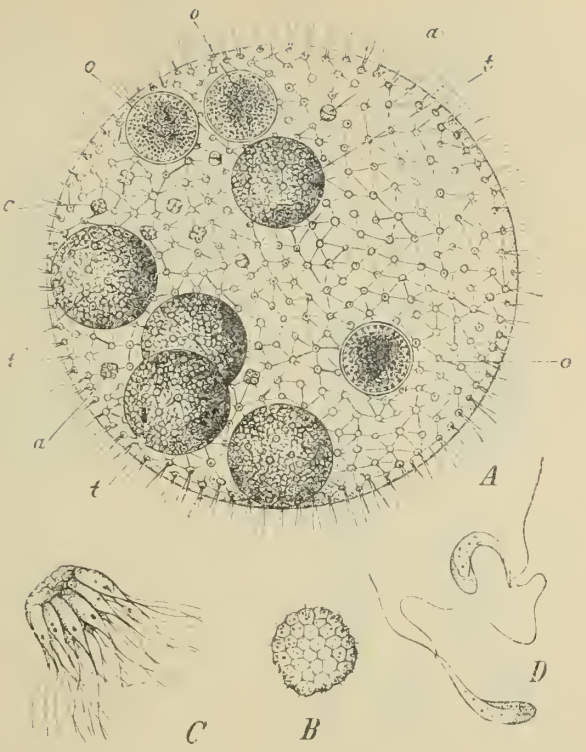


Fig. 16. **Volvox aureus.** A) Alte Kolonie, mit Tochterkolonieen (t), Oogonien (o) und Antheridien (a); B) junge Kolonie, C) Spermatozoidenkolonie, D) einzelne Spermatozoiden. (Nach Klein.)

Die Gattung *Vaucheria* (Fig. 8), welche siphonische Fäden besitzt, gliedert an dem Faden eine grosse kugelige Zelle (ein Oogonium) ab und in der Nähe eine hornartige andere Zelle (das Antheridium), in welcher sich eine Menge von Spermatozoiden entwickelt. Das Oogonium drückt durch Resorption der äusseren Zellmembran an einer Stelle die zarte Wand der Oosphaere höckerförmig heraus, woselbst dann die Spermatozoiden eindringen und die Befruchtung bewirken. Nach derselben umgibt sich die Oospore mit einer festen Membran, ruht aus und keimt sodann zu einer neuen Pflanze auf. Im Wesentlichen ist also diese Kopulation abermals mit den vorher geschilderten übereinstimmend, es ist blos eine einigermassen andere Modification.

Interessant ist die Kopulation der Gattung *Oedogonium* (Fig. 17). In den Fäden bemerken wir grosse grüne Zellen. Es sind die Oogonien. In anderen kleinen Zellen bilden sich winzige (2—4) gelbliche (den Zoosporen ähnliche aber kleinere) Zellchen, welche entweder direkt in das Oogonium eindringen, oder sich in dessen Nähe festsitzen, zu ganz

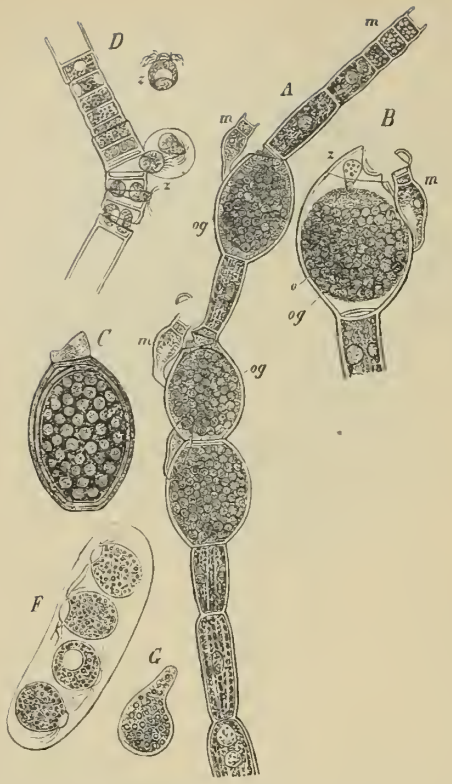


Fig. 17. Oedogonium ciliatum. A) Ein Faden mit Oogonien (og) und Androsporen (m). B) Oogonium im Augenblick der Befruchtung, o) Eizelle, z) Spermatozoid. C) Reife Oospore. D) Männlicher Faden mit Spermatozoiden von Oe. Landsboroughi. F) Oospore teilt sich in 4 Zoosporen. G) Keimende Zoospore. (Nach Pringsheim.)

kleinen, blos einige Zellen enthaltenden Fädchen (der sogenannten Androsporen) aufkeimen. Erst aus den Zellchen dieser Fädchen kommen die einzelnen Spermatozoiden heraus, welche die Befruchtung zuwege bringen. Nach der Befruchtung umgibt sich die rote Oospore mit einer festen Membran. Beim Keimen teilt sich der Inhalt zuerst in 4 Zoosporen, welche sodann zu einer neuen Pflanze aufwachsen. Hier hätten wir also wesentlich dasselbe, wie in den vorerwähnten Fällen; es ist blos die Eigentümlichkeit vorhanden, dass aus dem Spermatozoid sich noch der Androsporfaden bildet. Diesem Umstand wollten Einige (Pringsheim, Čelakovský) eine eigene generative Bedeutung beilegen, aber in der Wirklichkeit ist hier nichts phylogenetisch Bedeutsames vorhanden, denn wir sehen, dass die Androsporen blos bei einigen Arten der Gattung Oedogonium vorkommen und dass bei anderen die Spermatozoiden das Oogonium direct befruchten. Es liegt hier eine gewisse nochmalige Teilung vor, ehe die Zelle ihren Zweck erreicht. So keimt auch hier die Oospore nicht sofort zu einem Faden auf, sondern es tritt vorher eine Teilung in 4 Zoosporen ein, aus welchen dann erst der Faden aufkeimt.

Wichtig für die Vergleichung der Kopulationsformen ist die Gattung *Colcochaete* (aus der Verwandtschaft der Oedogoniaceen, Fig. 18). An den Zweigen des buschförmig verzweigten Thallus entstehen grössere Oogonien, welche sich in einen dünnen langen Hals verlängern, der manchmal auch ein haarförmiges Ende hat (die sogenannte Trichogyne). Diese Trichogyne fällt schliesslich ab, so dass durch die resorbirte Öffnung die Spermatozoiden in das Oogonium eindringen können, welche sich einzeln in den Antheridienzellen am Ende anderer Zweige bilden. Nach der Befruchtung beginnen unter der Oospore aus der Zelle, auf welcher dieselbe sitzt, Zweige herauszuwachsen, welche die Oospore umhüllen und so eine runde, rote Frucht bilden, die eine äussere, mehrzellige Wand und innerlich

Fig. 18. **Coleochaete pulvinata.** A) Teil einer geschlechtlichen Pflanze, h) Trichogyne, og) Oogonien, og") ältere Oogonien, an) Antheridien, z) Spermatozoiden; B) reifes, berindetes Oogonium (Oospore), r) die Hüllzellen; C) keimende Oospore, welche sich in mehrere Zellen sch) teilt, aus welchen eine Schwärmspore D) heraustritt. (Nach Pringsheim.)

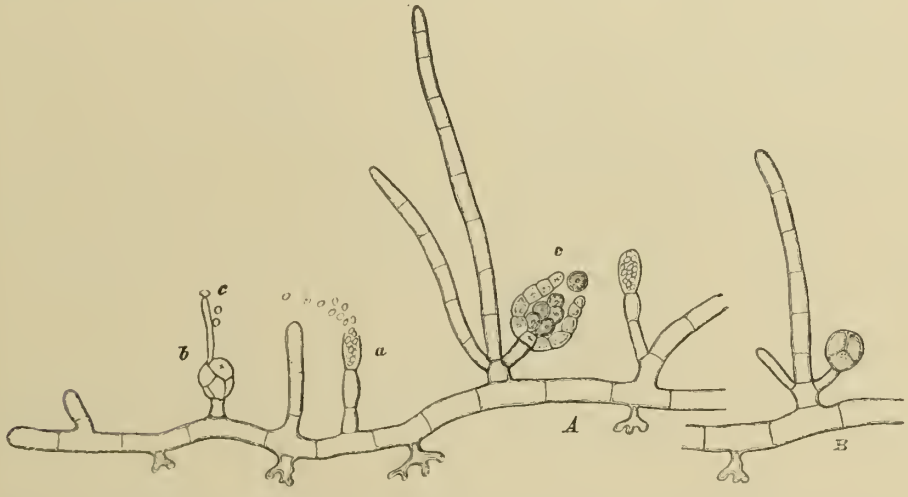


Fig. 19. **Lejolisia mediterranea.** A) Ganze Pflanze mit Antheridien (a) und weiblichem Apparate (b), c) Cystokarp mit Sporen. B) Ein Thallusstück mit einer Tetraspore. (Nach Bornet.)

eine Spore enthält. Beim Keimen zerfällt die äussere Wand, die Spore teilt sich in mehrere Zellen, aus welchen die Zoosporen einzelnweise herauslaufen, die dann erst zu einer neuen Pflanze aufkeimen.

Hier haben wir also zum erstenmale eine nach der Kopulation entstandene zusammengesetzte Frucht.

In der Abteilung der *Rotalgen* (Rhodophyceen, Fig. 19) kommen mannigfaltige Kopulationsformen vor. Alle jedoch kennzeichnen sich durch

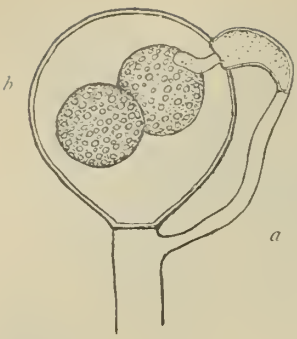


Fig. 20. **Achlya racemosa.** Ende eines Fruchtzweiges, a) männlicher Zweig, b) Oogonium mit zwei Oosphaeren. (Nach De Bary.)

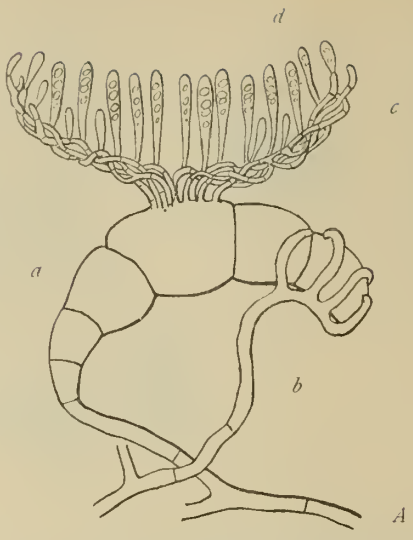


Fig. 21. A. Die Kopulation **Ascobolus** nach Janezewski. a) Weibliche Hyphe (Ascogon), b) männliche Hyphe, c) Fruchthülle, d) Asci.

Fig. 21. B. **Gymnoascus Reesii.** Die Kopulation geschieht durch das Verflechten zwei gleicher Hyphen. (Nach Baraneeki.)

folgende gemeinschaftliche Punkte: Die Eizelle verlängert sich in eine fadenförmige Trichogyne, die männlichen Zellchen sind hier unbeweglich, unbewimpert und heissen Spermatien. Nachdem sie durch Wasserströmung zu der Trichogyne gelangt sind, vereinigen sie sich mit derselben, wodurch die Befruchtung erfolgt. Nach der Befruchtung dieser Zelle überträgt sich jedoch die Wirkung der Befruchtung auf die unter dem Oogonium befindliche Zelle, welche gewöhnlich zu mehreren Zweigen aufzuwachsen pflegt, die dann am Ende erst die Sporen entwickeln. Die Übertragung der Befruchtung geht bei der Gattung *Dudresnaya* so weit, dass aus der befruchteten Zelle unter dem Oogonium lange fadenförmige Gebilde (Ooblastenfäden) herauswachsen, welche, wo immer sie die Zellen an anderen Zweigen berühren, in denselben sofort auch die Befruchtung bewerkstelligen! Unter der befruchteten Zelle wachsen gewöhnlich nach der Befruchtung mehrere sterile Zweige auf, welche wie bei der Coleochaete eine vielzellige Fruchthülle bilden, die im Inneren schliesslich einen Sporenknäuel (das Cystokarp) enthält. Bemerkenswert ist, dass bei einigen Gattungen die Fruchthülle sich schon vor der Befruchtung bildet, was deutlich auf ähnliche Verhältnisse bei den Charophyten und bei den Archegonien überhaupt hinweist.

Die merkwürdigste Erscheinung bei den Rhodophyten ist entschieden die Übertragung der Befruchtung auf andere Zellen. Übrigens wiederholt sich diese Erscheinung bei den Ascomyceten und bei den Muscineen

geben sich ebenfalls die Kanal- und Bauchzellen eigentlich zu Vermittelungsdiensten als Trichogyne her. Erst die unter der letzteren befindliche Zelle fungirt als weibliche Zelle. Die Kopulation des Trichogynfadens bei den Flechten (nach Stahl) mit unbeweglichen Spermatien, dann die Entstehung des Fruchtkörpers (Apotheciums) und in demselben der Asci ist wesentlich ein identischer Vorgang, wie bei den Rhodophyten. Die Bildung zusammengesetzter Früchte weist deutlich schon auf die Muscineen, insbesondere die Ricciaceen hin. Aus diesem Umstande, sowie aus der morphologischen und anatomischen Vollkommenheit der Rotalgen ersehen wir, dass dieser, gewissermassen den Tangen parallele Zweig auf der höchsten Stufe der Thallophyten steht.

5. Die Kopulation der Thallusfäden. Diese Art der Kopulation kommt lediglich bei den Pilzen vor.

Den Übergangstypus von dem früher erwähnten zu diesem Typus stellen uns die Gattungen: *Saprolegnia*, *Achlya*, *Peronospora* und *Cystopus* dar (Fig. 20). Hier nähern sich zwei verschiedene Fäden desselben Thallus, der eine ist stets schwächer, der andere stärker (ein weiblicher und ein männlicher). Beide gliedern die Endzelle ab, aus der weiblichen bildet sich dann das grosse, kugelige Oogonium, aus der männlichen das keulenförmige Antheridium.*) Dieses legt sich an das Oogonium an und treibt einen Ausläufer durch die Wand des Oogoniums, welcher bis zu der, frei im flüssigen Inhalte schwimmenden einzigen Oosphaere (oder mehreren, wie bei der Gattung Saprolegnia) dringt, in welche so der Inhalt des Antheridiums übergeht. Durch diese Kopulation entsteht die Oospore, welche von einer harten Membran umgeben ist und in dem Überreste des Plasmas (Periplasma) im Oogonium liegt.

Hier haben wir also zwar eine wirklich geschlechtliche Kopulation wie bei der vierten Stufe, aber das weibliche Organ entwickelt da keine Spermatozoiden. Eine gewissermassen vollkommene und der vierten Kopulationsstufe ganz gleichstehende Kopulationsart hat die, den Saprolegnien nahe verwandte Familie der *Monoblepharidineen*, wo alles in gleicher Weise wiederkehrt, nur in dem Antheridium bilden sich freie einwimperige Spermatozoiden.

Bei einer bedeutender Anzahl von Ascomyceten kommt eine Kopulation der Fäden in der Weise vor, dass eine enge Annäherung zweier Fäden erfolgt, welche sich gewöhnlich schraubenförmig umeinander winden. Aus diesem Gebilde erwachsen dann Sporenschläuche (Asci). Deshalb wird auch das genannte Basalorgan Ascogon genannt.

Bei der Gattung *Gymnoascus* (Fig. 21) winden sich zwei vollkommen gleiche Fäden zusammen. Bei der Gattung *Ascobolus* (Fig. 21) und dem *Eurotium Aspergillus glaucus* (Fig. 22) wickeln sich zwei ungleiche Fäden

*) Für dieses männliche Organ wird unlogischerweise ebenfalls die Bezeichnung Antheridien angewendet, obzwar es im Inneren keine Spermatozoiden ausbildet. Es sollte demnach hier eine andere Benennung eingeführt werden.

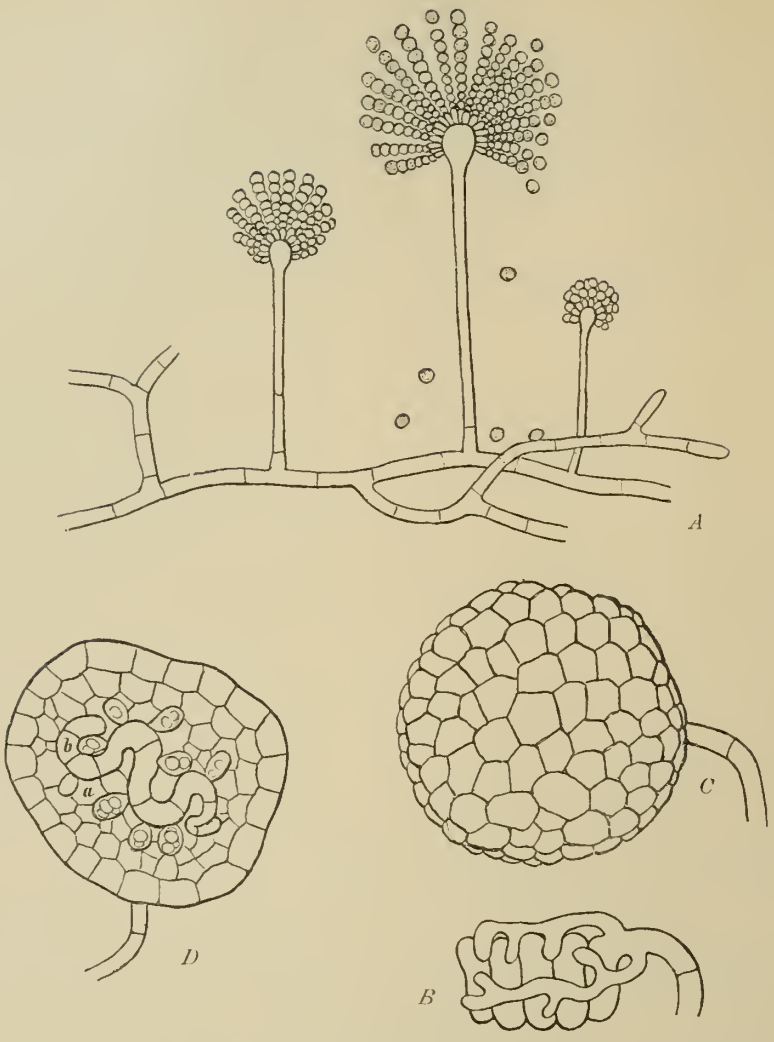


Fig. 22. **Eurotium Aspergillus glaucus.** A) Gonidien-Pflanze; B) Kopulation zweier Hyphenäste; C) reife Frucht (Perithecium), D) dieselbe im Durchschnitt, a) Asci, b) Ascogon. (Nach De Bary.)

umeinander, offenbar ein weiblicher und ein männlicher. Nach der Kopulation der Fäden pflegt sich aus den emporwachsenden Hyphen rings um das Ascogon ein ganzer Knäuel zu bilden, welcher dann gewissermassen eine kugelige oder schüsselförmige, zuletzt offene Frucht darstellt. Der Boden der Schüssel bildet eine hymeniale Schicht, welche aus Asci und Paraphysen (sterilen, auslegenden Fäden) zusammengesetzt ist.

Die Kopulation ganzer Fäden ist bei diesem Typus etwas Besonderes, aber das Ergebnis der Kopulation ist eigentlich vollkommen dasselbe, wie bei den Rhodophyceen. Auch hier entsteht nach der Kopulation eine zu-

sammengesetzte Frucht, auch hier überträgt sich das Resultat der Kopulation auf andere Zellen und werden keine Sporen in den kopulirten Zellen gebildet.

Wenn sich 2 Fäden der Ascomyceten zusammenflechten, so wurde freilich noch nicht direkt beobachtet (was auch gewiss sehr schwierig wäre), ob der Zellinhalt an den Berührungspunkten aus einer Zelle in die andere übergeht. Dieser Umstand und noch andere dazu gaben Brefeld (und nach ihm Luerssen) Anlass daran zu zweifeln, ob die Verflechtung dieser Fäden ein wirklicher Kopulationsakt sei. Abgesehen davon, dass die Beobachtungen De Barys in dieser Beziehung so überzeugend sind, bemerken wir dazu, dass die in Abrede gestellte Verflechtung der Hyphen bei den Ascomyceten doch ein sehr auffälliger Akt ist, so dass wir ihn als zufällig oder bedeutungslos nicht ansehen können. Es kann ferner mit Recht darauf hingewiesen werden, dass die Kopulation der Saprolegniaceen (also eine unläugbare Kopulation) einen offenbaren Übergang zu der Fädenkopulation bildet. Diese Ansicht bestätigt auch die Beobachtung Eidams (1883), demzufolge bei *Eremascus albus* zweifellos zwei spiralig verflochtene (gleiche) Fäden an ihren Enden faktisch mit ihrem Inhalte zusammenfliessen und so einen einzigen, nackten Ascus mit 8 Sporen bilden, welcher auf dem spiralig verflochtenen Stiele sitzt. Diese allerprimitivste Art der Fädenkopulation bei den Pilzen widerspricht entschieden den Auseinandersetzungen Brefelds.

Ferner wird durch die Verschmelzung des weiblichen Ascogons mit dem männlichen Fadenende bei der Art *Pyronema omphalodes* (Pezizeen) nach Kühlmann dann durch die unbestreitbare geschlechtliche Kopulation bei der Art *Sphaerotheca Castagnei* nach Harper jene Ansicht über allen Zweifel bestätigt.

Brefeld und Andere weisen mit Recht darauf hin, dass die Mehrzahl der Pilze aus der Abteilung der Basidiomyceten und Ascomyceten ihre Fruchtkörper infolge des Zeugungsverlustes (Apogamie) ungeschlechtlich bilden. Manche Arten beider dieser Pilzabteilungen wachsen aus den sogenannten Sklerotien hervor, d. h. perennirenden Gebilden verschiedener Form (Strickchen, Knöllchen, Rinden etc.), die durch Verflechtung der Hyphen aus dem Mycelium entstanden sind. Diese Sklerotien können ohne Unterbrechung das ganze Jahr und mehrere Jahre über ohne Kopulation neue Fruchtkörper gebären. Dieser Umstand ist allerdings rätselhaft, aber unserer Meinung nach ungelöst, denn es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Sklerotien selbst durch geschlechtliche Kopulation aus dem Mycelium entstanden sind.

Damit will nicht gesagt sein, dass bei den Pilzen die ungeschlechtliche Entstehung von den durch Kopulation erzeugten Sporen ähnlichen — Sporen unmöglich sei. Interessant ist es im Gegenteil, dass nicht allein bei den Pilzen, sondern auch bei den Algen solche Sporen infolge des Zeugungsverlustes (Apogamie) entstehen. Schon bei den Saprolegnien

wurde es beobachtet, dass sich in den Oogonien manchmal Oosporen ohne vorangehende Befruchtung durch das Antheridium bilden. In der Familie der *Mucorineen* gliedert die Gattung *Sporodinia* zwar am Fadenende eine gleichsam zur Kopulation bestimmte Zelle ab, aber diese Zelle kopulirt sich mit einer ähnlichen an einem anderen Faden nicht, sondern bildet direkt eine Spore (Azygospore).

Auch bei der Gattung *Oedogonium* wurde die Beobachtung gemacht, dass die nicht befruchtete Oosphaere im Oogonium zu einer neuen Pflanze aufkeimen kann. Bei der Gattung *Cladophora* erfolgt die Vermehrung durch Zoosporen. Nur bei der Art *C. sericea* kopuliren sich gleiche Gameten in eine Zygospore. Diese unterscheiden sich eigentlich durch gar nichts von den Zoosporen anderer Arten dieser Gattung. Es entsteht also der Gedanke, dass die ungeschlechtlichen Zoosporen eigentlich apogamisch keimende Gameten sind. Dies würde auch der an den Gameten der Gattung *Cutleria* beobachtete Fall bestätigen, wo die anders ausgebildete weibliche Gamete sich mit der männlichen nicht einmal kopuliren muss, sondern direkt zu einer neuen Pflanze aufkeimen kann. Die Verfolgung ähnlicher Beispiele bei anderen Algen wäre sehr wünschenswert und interessant, denn es hat den Anschein, dass zwischen Gameten und Zoosporen ein enger phylogenetischer Zusammenhang besteht. Die ungeschlechtlichen Zoosporen sind wahrscheinlich die ursprüngliche Form der Kopulationszellen oder Gameten. Wenn dann die Gameten die Kopulationsfähigkeit verlieren, so kehren sie zu der atavistischen Form der ungeschlechtlichen Zoosporen zurück.

Wir haben früher gesagt, dass im Pflanzenreiche sich überall das Bestreben nach vollkommener geschlechtlicher Kopulation äussert, so dass die Kopulation zweier gleicher Zellen der ursprüngliche und die Kopulation des Oogoniums mit dem Spermatozoid der Schlusstypus wäre. Wir können aber aus dem Umstande, dass die höheren Kryptogamen eine vollkommene geschlechtliche Kopulation haben, nicht den Schluss ziehen, dass auch die Thallophyten mit vollkommener geschlechtlicher Kopulation höher stehen als die Kryptogamen mit Gameten oder sonstiger unvollkommener Kopulation. Alle Formen der Kopulation kommen bei den Thallophyten sprungweise, ohne alles System vor. So haben wir bei der Gattung *Pandorina* die Gametenkopulation und bei der nahe verwandten Gattung *Volvox* die vollkommen geschlechtliche; bei der Gattung *Cutleria* die Gameten, und bei der verwandten Gattung *Fucus* die vollkommene Geschlechtskopulation. Auch die Pilze, deren Organisation auf gleich niederer Stufe steht, weisen alle Formen vollkommener und unvollkommener Kopulation auf. In gleicher Weise bestätigen palaeontologische Funde, dass die ersten Algen, welche im ältesten Silur und Devon gefunden wurden, bereits *Fucaceen* und *Rhodophyceen* mit vollkommener Geschlechtskopulation sind.

Wir können blos den Schluss ziehen, dass die Kopulation im Allgemeinen und die geschlechtliche insbesondere sich bei der phylogenetischen

Entwickelung der Charophyten und Muscineen viel besser bewährt hat, als die ungeschlechtliche Vermehrung, und deshalb hat sich bei ihnen die vollkommenste Geschlechtskopulation stabilisirt.

Ausser der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung vermittelst der Zoosporen und Gonidien kommt bei den Thallophyten auch eine ausgiebige vegetative Vermehrung mit Hilfe abgebrochener und zerfallener Teile des Thallus vor. Dies ist z. B. die Regel bei den Tangen und Rhodophyceen, bei denen häufig jedes abgebrochene Stückchen zu einer neuen, grossen Pflanze aufzuwachsen vermag. Auch bei den kleinen fadenförmigen Süsswasseralgen wurden ähnliche Erscheinungen beobachtet. Die Gattung *Cladophora* z. B. häuft im Herbste in einzelnen Zellen eine Menge Reservestoffe auf, so dass dieselben stark anwachsen und sodann zu Boden fallen, wo sie über den Winter ausruhen. Im Frühjahre beginnen sie von Neuem zu keimen und schwimmende Fäden zu bilden. Bemerkenswert ist die Vermehrung der Gattung *Caulerpa*, welche mit ihren zahlreichen Arten überhaupt keine Sporen erzeugt und sich blos vegetativ dadurch fortpflanzt, dass jedes abgerissene Stückchen dieser Alge zu einer neuen Pflanze aufwachsen kann.

b) Die Generationsstadien der Thallophyten.

Aus den Sporen der Kryptogamen entspriesst und wächst nicht immer eine, derjenigen, auf welcher sich die Spore gebildet hat, in jeder Beziehung gleiche Pflanze auf, sondern es geschieht häufig, dass aus der Spore eine der Mutterpflanze ganz und gar unähnliche Pflanze entsteht, welche öfters auch andere Sporen bildet oder andere Fortpflanzungsorgane entwickelt. Aus den Sporen dieser verschiedenen Pflanze oder aus deren Thallus wächst dann erst eine Pflanze heran, welche der Mutterpflanze ähnlich ist. Ja es können auch 2 Stadien verschiedenartig geformter Pflanzen entstehen, ehe aus ihnen eine dritte, der Mutterpflanze ähnliche Pflanze aufwächst. Diese Stadien oder Stufen der Entwickelung heissen Generationen.

Am schärfsten sind die Generationsstadien bei den Farnen gesondert, wo der Spore ein den Lebermoosen ähnlicher Vorkeim (Prothallium) entspriesst, welcher die Archegonien und Antheridien trägt, durch deren Kopulation der sporentragende Blattfarn entsteht. Bei den Muscineen keimt aus der Spore ein den fadenförmigen Algen ähnliches Protonema; an diesen wächst das beblätterte Stämmchen mit den Geschlechtsorganen auf und durch die Kopulation der Letzteren entsteht ein eigentümlicher, Sporogon genannter Körper, welcher die Sporen trägt. In der Abteilung der Gefässkryptogamen und Muscineen sind die einzelnen Generationsstadien stets scharf gesondert und eben dadurch sind die Gruppen dieser Kryptogamen charakterisirt.

Fig. 23. A. **Battersia mirabilis.** Braunalge mit einer flachen Basalscheibe. (Nach Reinke.)

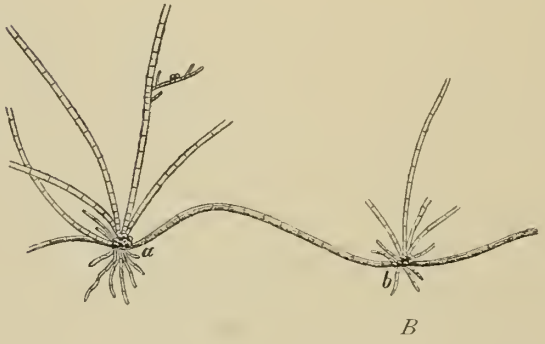


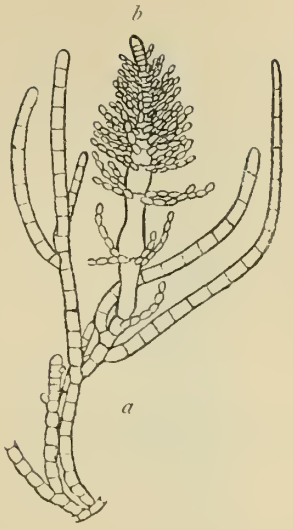
Fig. 23. B. **Symphoricoccus radians.** Braunalge einen rhizomartigen Faden treibend, aus welchem aufrechte, sporentragende Äste sprossen a, b). (Nach Reinke.)

Unter den Algen gibt es nicht viele Beispiele, wo sich verschiedene Generationen vorfinden, es wäre denn, dass bei den Rhodophyceen und Melanophyceen noch einige gefunden werden würden, was ziemlich wahrscheinlich ist. Kjellmann wenigstens (in Englers Familien, S. 176) bemerkt selbst, dass mehrere *Phaeosporeen* zuerst als dünner, kriechender, dem Protonema der Muscineen ähnlicher, einfach gegliederter Faden keimen, aus welchem dann aufrechte Pflänzchen als zweite und fruchtende Generation emporwachsen. So keimt insbesondere die Art *Scytosiphon pygmaeus* (nach Reinke) in Gestalt eines ähnlichen Fadens und *Symphoricoccus radians* Reinke bildet dauernd ganz dünne, kriechende, einfach gegliederte Fäden, auf welchen in Absätzen wurzelnde und fruchttragende Pflänzchen (auf die Art wie Heleocharis palustris) herauswachsen (Fig. 23).

Die Familie den *Sphacelariaceen* bildet vorerst immer eine laubartige, an das Substrat angedrückte Tafel, aus welcher aufrechte Fäden hervorwachsen, welche dann fruktifiziren. Die laubartige Tafel ist das eigentliche vegetative Stadium der Alge als erste Generation; die aufrechten Fäden sind die zweite, die Fruktifikationsgeneration. Dies wurde namentlich bei den Gattungen *Battersia* und *Sphacelaria* (nach Reinke) beobachtet (Fig. 23).

Ein bekanntes Beispiel bietet *Batrachospermum moniliforme* (Fig. 24), eine Rotalge unserer Süsswässer. Aus der Spore dieser Alge wächst zuerst eine Generation in Form eines vielfach gegliederten, verzweigten Fäden-

gebildes (das Chantransia-Stadium). Dieses Pflänzchen vegetirt selbständig und bildet auch ungeschlechtliche Sporen durch Abschnürung kleiner Zellen an den Zweigen. Erst später, gewöhnlich dort, wo sich die Zweige der ersten Generation teilen, entsteht eine Knospe, aus welcher eine grosse, vollkommen zusammengesetzte, die Kopulationsorgane tragende Pflanze hervorwächst. Diese geschlechtliche Generation ist von der ersten, ungeschlechtlichen in morphologischer Beziehung durchaus verschieden.



Figur 24. **Batrachospermum Crouanianum.** Aus dem Chantransia-Stadium a) sprosst die definitive Alge mit der Hauptachse und Seitenzweigen (Blättern) b). (Nach Sirodot.)

Auch die Süsswasser- Rotalge *Lemanea* wächst nicht unmittelbar aus der Spore auf, sondern aus haarförmigen Fäden, welche einfach gegliedert sind und auf dem Substrat wie das Protonema der Muscineen (Thwaites, Wartmann) sich ausbreitet. Diese ersten Fäden keimen aus den Sporen als ungeschlechtliche Generation und können auch aus der Alge zweiter Generation (nämlich aus den oberflächlichen Zellen), also ganz ähnlich wie bei den Muscineen, herauswachsen.

In der Abteilung der Pilze begegnen wir Generationsstadien häufiger. Wir führen ein Beispiel an dem gemeinen Mutterkornpilz *Claviceps purpurea* (Fig. 25) an. Aus der, aus dem Schlauche herausgekommenen und auf die Roggenähre angeflogenen Spore wächst die erste Generation auf in Gestalt von Myceliumhyphen, welche blos das oberflächliche Gewebe des Fruchtknotens durchflechten und nur die ungeschlechtlichen Gonidien abschnüren. Diese Generation heisst *Sphacelia segetum*. Aus den ungeschlechtlichen Gonidien dieser Generation kann an anderen Ähren abermals dieselbe Generation aufwachsen, was sich mehremale zu wiederholen vermag.

Wenn die Ähre zu reifen beginnt, dringt das Mycelium der ersten Generation tief in den Fruchtknoten ein, zersetzt sein Gewebe und wächst selbst an Stelle desselben als ein grosses, einem violetten Hörnchen ähnliches Gebilde (Sklerotium) auf, welches beim Volke unter dem Namen Mutterkorn bekannt ist. Dieses *Sklerotium* als zweite Generation ruht, nachdem es von der Ähre abgefallen ist, über den Winter aus. Im Frühjahre beginnt an demselben die dritte Generation in Gestalt gestielter, roter, kleiner Kolben aufzuwachsen, in welchen zahlreiche Perithecien und in diesen wieder sporentragende Schläuche eingebettet sind. Aus den Sporen dieser Schläuche entwickelt sich dann im Sommer an den Ähren wieder die erste Generation.

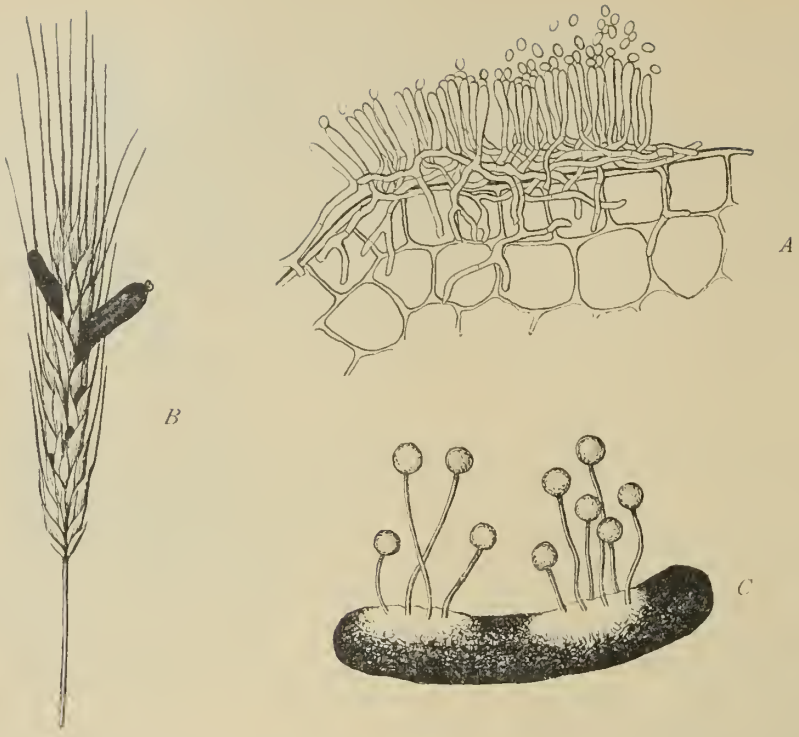


Fig. 25. **Claviceps purpurea.** A) Sphacelia-Stadium, in welchem zahlreiche Gonidien abgeschnürt werden, B) Roggenähre mit Sklerotien, C) auf einem Sklerotium entwickeln sich die Fruchtträger mit Perithecien. (Original.)

Auch bei anderen Pyrenomyceten kommen Gonidiengenerationen und schlauchtragende Generationen vor. Bei manchen *Perisporiaceen* wechseln auch Gonidien- und schlauchtragende (geschlechtliche!) Generationen mit einander ab. So ist der gemeine Schimmelpilz *Aspergillus glaucus* (Fig. 22) dem fruchttragenden Stadium ganz unähnlich. Bei manchen Arten ist überhaupt nur das Gonidienstadium bekannt.

Bei allen *Hymenomyceten*, zu denen unsere grossen Pilze (Boletus, Agaricus, Clavaria u. a.) gehören, kann man ebenfalls 2 Generationen beobachten. Die erste wird von einem fädigen Mycelium, die zweite durch einen grossen oberirdischen, basidientragenden Pilz vorgestellt. Die erste Generation ist blos vegetativ oder kann auch Chlamydosporen bilden. Bei der Art *Agaricus melleus* (Hallimasch) bildet das Mycelium ein eigenes Sklerotium (*Rhizomorpha*), welches selbständig jahrelang unter der Baumrinde vegetirt und sich wie ein selbständiger Pilz gerirt (weshalb es früher auch als eigene Gattung beschrieben worden ist). Dieses Sklerotium bringt den bekannten Hutpilz »Hallimasch« hervor. Hier ist also das Sklerotium kein Ruhezustand. Ähnliche Sklerotien bilden auch einige Arten der Gattung *Marasmius* und *Collybia*.

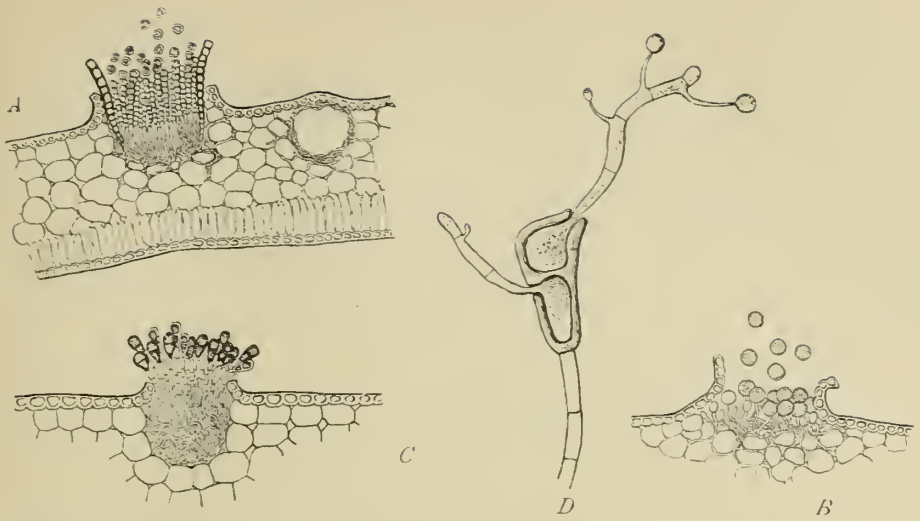


Fig. 26. **Puccinia graminis.** A) Aecidium auf dem Blatte der Berberitze, B) Sommerstadium, welches die Uredosporen bildet, C) Winterstadium, welches die Teleutosporen bildet, D) Keimung der Teleutospore im Frühjahr, Promycelium, Sporidien. (Original.)

Allein den bemerkenswertesten Generationswechsel können wir an den Gattungen der *Uredineen* (Rostpilze) beobachten (Fig. 26). Sehen wir uns näher ein Beispiel an der Art *Puccinia graminis* an. Die erste Generation stellen uns hier die im Blattgewebe Sauerdorns (Berberis vulgaris) wuchernden Hyphen dar. Zur Zeit der Reife bilden diese Hyphen kleine, die Epidermis des Blattes an der Unterseite durchbrechende Becher. Auf dem Boden dieser Becher schnüren die Hyphen am Ende kleine Sporen ab. In diesem Zustande heissen sie *Aecidium*. Es scheint, dass diese Fruchtbecher durch Kopulation entstanden sind, so dass das Aecidiumstadium eine geschlechtliche Generation wäre. Die Aecidiumsporen müssen nun auf irgend ein Gras, z. B. den Weizen fallen, wo sie in das Gewebe eindringen und im Laufe des Sommers auf den Hyphenstielchen Sporen unter dem Namen Uredosporen ausbilden. Diese zweite Uredosporengeneration kann sich über den Sommer mehrmals wiederholen. Erst im Herbste entstehen auf dem Weizen aus den Hyphen andere, zweizellige dickmembranige Sporen (Teleutosporen) als dritte Generation. Die Teleutosporen verharren über den Winter im Ruhezustande und keimen im Frühjahre als kurze Fädchen (Promycelium) auf, dessen Zellen kleine Sporen (Sporidien) ausbilden, also die vierte Generation. Die Sporidien müssen neuerdings auf die Blätter des Sauerdorns gelangen und dann wiederholt sich im nächsten Jahre der Generationscyklus abermals. Die Uredosporen-, Teleutosporen- und Sporidiengenerationen sind hier ungeschlechtlich. Alle Gattungen und Arten der Uredineen zeichnen sich durch mehrfache Generationen aus, welche auf verschiedenartigen Pflanzen oder auf derselben Pflanze durchgemacht werden.

Die Entstehung und Entwickelung der Generationen bei den genannten Pilzen wird durch biologische Einflüsse bewirkt. Bei dem vorerwähnten *Aspergillus glaucus* z. B. wurde beobachtet, dass das Kopulationsstadium sich nur dann bildet, wenn es dem Pilze an hinreichender Luft und an Licht gebricht. Ebenso bei anderen Pilzen wurde die Beobachtung gemacht, dass nur der Einfluss der Wärme, des Lichtes, des Sauerstoffs, der Luft und der Feuchtigkeit über die Form der Generation entscheidet, in welche sie sich ausbildet. Übrigens ist es auch Nichtbotanikern bekannt, dass die Stein- oder Herrenpilze im Walde nur unter besonders günstigen Verhältnissen wachsen, obgleich ihr Mycelium unter allen Umständen zur Sommerzeit im Waldhumus dauernd vegetirt.

Einen bemerkenswerten Generationswechsel weisen auch einige *Flechten* auf. Die Gattungen *Stereocaulon* und *Cladonia* bilden zuerst einen laubartigen, flachen, an das Substrat angedrückten Thallus. Einige Gattungen der Cladonien bilden in vielen Gegenden nur diese Thallusform, da sie nicht fruktifiziren und sich nur mittelst Soredien vermehren. Auf dem blattartigen Thallus wachsen erst die aufrechten Lechern, Trompeten, Geweihen, Sträuchern ähnlichen Podetien, auf welchen dann die Apothecien also die zweite, geschlechtliche Generation — erscheinen.

Wenn wir alle die mannigfaltigen Generationsformen bei den Pilzen vergleichen, so sehen wir, dass sich im Ganzen zweierlei Generationsstadien unterscheiden lassen; ungeschlechtliche Myceliumstadien und geschlechtliche (im weitesten Sinne dieses Wortes). Zu den ersteren würden wir alle Gonidienstadien, zu den letzteren die mit geschlechtlich entstandenen Sporenfrüchten versehenen Stadien zählen.

Dieses Prinzip der Unterscheidung von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen wird ebenfalls streng bei den Muscineen und Gefässkryptogamen eingehalten. Ausserdem können wir auch die Erscheinung verfolgen, dass sich uns die erste Generation bei den höher organisirten Kryptogamen morphologisch niedriger organisirt darstellt, indem sie an die Formen der Kryptogamen der niedrigeren Klassen erinnert. Das haben wir bereits an der beschriebenen Gattung *Batrachospermum*, dessen Chantransia-Stadium an die Fadenalgen aus der Verwandtschaft der Conferven oder Cladophoren erinnert, beobachten können. Das Protonema der Muscineen gleicht ebenfalls den grünen Fadenalgen. Das Prothallium der Farne ähnelt in morphologischer, anatomischer und biologischer Beziehung auffällig den frondosen Lebermoosen.

Wir sehen also bei den niedrigeren Generationen der Kryptogamen einen gewissen Atavismus, welcher bei den höchstorganisirten Gefässkryptogamen langsam schwindet, wovon bei den Gymnospermen nur noch Spuren sich vorfinden und der bei den Angiospermen fast gänzlich verschwindet. Auch im Tierreiche erinnern die Embryonalstadien mehr oder weniger an die niederen Typen der Tiere.

c) Gestalt und Gliederung des Thallus bei den Kryptogamen.

Wir haben schon früher bemerkt, dass die Gestalt des Kryptogamenthallus sehr mannigfaltig sein kann. Bei einer grossen Anzahl von Arten in allen Familien können wir an dem Thallus keine besonderen Organe in der Form von Ästchen oder Seitengliedern überhaupt, denen eine besondere Funktion zugewiesen wäre, unterscheiden. Namentlich bei den Pilzen kann überhaupt nicht eine Spur irgend einer Thallusgliederung entdeckt werden, was übrigens auch daraus ersichtlich ist, dass die Pilze blos aus Hyphen zusammengesetzt sind und uns, wie schon bemerkt worden ist, den niedrigsten Typus der Kryptogamen überhaupt darstellen.

Es erübrigen sonach blos die Algen, welche eine phylogenetische Entwickelung aus niedrigeren in höher organisirte Formen zeigen.

Die Complicirtheit und Vollkommenheit der Algen zeigt sich in der Gliederung der Organe mit beschränktem und unbeschränktem Wachstum, dessen Resultat die Entstehung der Hauptachse und der Seitenorgane ist.

Wenn die Alge an einem festen Substrate befestigt ist, entsteht hiebei immer ein der Wurzel höherer Pflanzen ähnliches Organ. Infolge dessen kann man bei den vollkommensten Algen insgesammt drei, mehr oder weniger deutliche Kategorieen von Organen beobachten: die Achse, das Blatt und die Wurzel. Im Wesentlichen haben wir hier dieselben Organe wie bei den Phanerogamen, wenngleich sie morphologisch nicht homolog sind. Ein wichtiges Merkmal der Vollkommenheit und Complicirtheit des Algenthallus ist auch die Position der Seitenorgane an denselben Stellen der Hauptachse in festbestimmter Regelmässigkeit.

Die Fäden der Gattungen *Spirogyra, Conferva, Ulothrix, Oedogonium* oder die Thalluse der Gattungen *Hydrodictyon, Pediastrum, Chaetophora, Ulva, Enteromorpha, Lithothamnion, Lemanea, Corallina, Chondrus, Dictyota, Porphyra* u. a. stellen uns allerdings Thallustypen dar, an welchen wir keine Gliederung irgend welcher Organe vorfinden, obgleich auch die Gewebe schon genug differenziert sind.

Bereits unter den Grünalgen (Chlorophyceen) sahen wir die ersten Anfänge der Gliederung in die Achsen und Seitenzweige. Hievon haben wir schon oben beziiglich der Gattung *Cladophora* Erwähnung getan. Aber auch die im Seewasser lebenden *Valoniaceen* (Valonia, Struvea, Siphonocladus, Anadyomene) zeigen, wenn auch nur primitiv, deutliche Spuren der Gliederung in die Hauptachse und die Seitenorgane und insbesondere auch das Wurzelorgan.

In der Abteilung der Rotalgen (*Rhodophyceen*) und Braunalgen (*Melanophyceen*) aber stossen uns Typen auf, über deren Zusammensetzung wir aufmerksam nachdenken müssen und welche in der Tat auch schon verschiedenen botanischen Forschern Anlass zu wissenschaftlichen Discussionen gegeben haben.

Fig. 27. **Polysiphonia rhunensis.** Thallusstück mit einer Hauptachse und dünnen Seitenzweigen, welche Blätter darstellen können. (Nach Thuret.)

Schon Nägeli hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Gattung *Polysiphonia* (Rhodophyceen) (Fig. 27) nach allen bei den Phanerogamen üblichen Auffassungen eine Achse und Blätter unterschieden werden können. Die Hauptachse ist hier mächtig, mit einem deutlich differenzierten mittleren und Rindengewebe, mit einer fortwährend arbeitenden Terminalzelle. Die Seitenzweige sind ganz dünn, einfach gegliedert, mit begrenztem Wachstum und kommen dieselben an bestimmten Stellen der Hauptachse in regelmässiger Ordnung heraus. In der Achsel oder seitwärts derselben, oder auch anstatt der Blätter selbst entspringen Seitenäste. Nach Kny nehmen sie bei *Polys. elongata* die Stelle eines ganzen Blattes ein, bei *Chondriopsis tenuissima, Ch. coerulescens* und *Polys. fibrillosa* entspringen sie aus der Blattachsel in der Mediane, bei *Polys. sertularioides* und *P. byssoides* sind sie aus der Mediane seitlich verschoben.

Wir brauchen nicht bis zu den Rotalgen des Meeres zu greifen, schon unsere Süsswasseralge *Batrachospermum* (Fig. 24) zeigt uns sehr gut die Thallusgliederung, welche eine Hauptachse und Seitenzweige aufweist. Auf dieser Achse sitzen in regelmässigen Entfernungen seitliche, einfach gegliederte, kleine, schwache Zweige in dichten Quirlen. Diese besitzen ein begrenztes Wachstum, erreichen sonach nur eine gewisse Länge und nur auf derselben entstehen die Vermehrungsorgane. Wir haben also hier ohne Zweifel Analogieen der Hauptachse und Seitenblätter.

Unter den Rotalgen des Meeres gibt es aber in verschiedenen Familien eine ganze Menge von mannigfaltigen Formen, wo es eine Verzweigung wie bei der Gattung *Polysiphonia* gibt, bei welcher man mit Recht Hauptachsen und Seitenzweige unterscheiden kann. Wir verweisen in dieser Beziehung z. B. auf die ganze Familie der *Ceramiaceen* oder die Gattungen *Chylocladia*, *Champia*, *Callithamnion* u. a.

Die Arten *Lomentaria ovalis* und *Chrysymenia uvaria* haben eine deutliche Mittelachse, auf welcher zahlreiche seitliche, keulen- oder kugel-

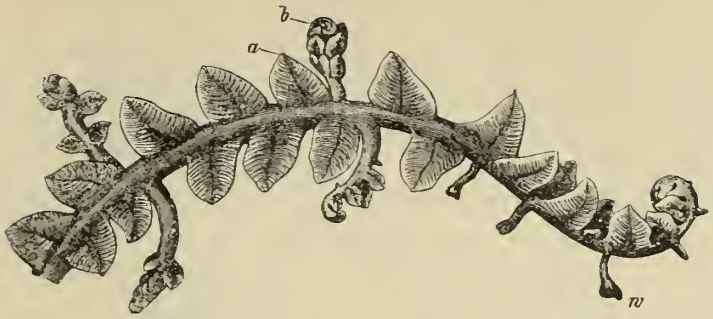


Fig. 28. **Leveillea jungermannioides.** Kriechende Alge mit Hauptachse, blattartigen Seitenlappen a) und fortwachsenden Seitenzweigen b), w) Haftorgane. (Nach Falkenberg.)

förmige Zweiglein wie Blätter sitzen. Die Rotalge *Leveillea jungermannioides* (Fig. 28) hat ganz genau die Gestalt eines beblätterten Lebermooses. Der Stengel oder die Achse ist niederliegend, unten mit den Wurzeln an das Substrat angeheftet, am Ende spiralig hinauf zusammengerollt, zweireihig mit dreieckigen, breiten Blättchen besetzt. Jedes Blättchen hat einen Mittelnerv und zahlreiche Seitennerven. Die Seitenzweige entspringen zwischen den Blattreihen. *Polyzonia elegans* (Rhodophyc.) hat ebenfalls hohe, verzweigte Stengel, auf welchen regelmässige, seitliche, flache, gezähnte Blättchen sitzen.

Die sonderbarste Gestaltung unter allen Rhodophyceen weist aber die *Delesseria Hydrolapathum* (Fig. 29) auf, bei welcher Achse und Blätter so vollkommen differenziert sind und die Blätter jene der Phanerogamen so

Fig. 29. **Delesseria Hydrolapathum.** Rotalge mit einer Centralachse und Seitenblättern. (Original.)

Fig. 30. A. **Sargassum bacciferum.** Thallusstück mit Blättern und Luftblasen. (Original.)
B. **Sargassum crispum.** Thallusstück mit Blättern und grossen Luftblasen. (Original.)

getreu nachahmen, dass es den Anschein hat, als ob diese Pflanze gar nicht einmal den Algen zugehören würde. Die Blätter sind bei dieser Art länglich, mit einem Hauptnerv versehen, aus welchem zahlreiche, dicht gestellte Seitennerven auslaufen. Dennoch zeigt sich die kryptogamische Unregelmässigkeit darin, dass manchmal aus den Blättern der Delesseria andere kleinen Blätter herauswachsen und dass die grösseren Blätter an dem Stengel nicht selten in unregelmässigen Entfernungen mit kleineren Blättern abwechseln.

Auch die Tange zeigen manchmal deutlich differenzierte Achsen und Blätter. Wir brauchen blos die Gattung *Sargassum* (Fig. 30) zu erwähnen, welche eine feste Centralachse und membranartige, gezähnte, mit einem Mittel- und manchmal auch Nebennerven versehene Blätter besitzt. Runde Blasen sitzen regelmässig (!) in den Blattachselwinkeln oder sind an den Blattstielen angewachsen. Auch die Verzweigung erfolgt ge-

wöhnlich in den Blattachseln. Der Gattung Sargassum verwandter südafrikanischer Tang *Anthophycus longifolius* Kütz. (nach Oltmanns) zeigt noch vollkommenere Lagergliederung. Die Seitenblätter sind hier ähnlich jenen von Sargassum, in den Achseln derselben entspringen aber regelmässige, verkürzte, die Konceptakula tragende Zweige. An der Basis dieser Zweige sitzen 1 – 2 Blätter, von welchen das eine im Stiele eine Schwimmblase entwickelt. Wir haben da also 5 Kategorieen durch Ort und Form streng differenzierter Organe. Diese Regelmässigkeit in der Disposition der eben erwähnten Organe ist geradezu überraschend. Abgesehen von den Blütenteilen, ist das *Sargassum* und der erwähnte *Anthophycus* vollkommener gegliedert als so manche *Podostemonacea*. Unregelmässigkeiten wie bei der vorher erwähnten *Delesseria* kommen hier schon nicht mehr vor.

Die *Turbinaria gracilis* aus der Verwandschaft des Sargassum hat eine differenzierte Achse, auf welcher die seitenständigen, becherförmigen Blätter in regelmässigen Entfernungen sich befinden. Hier sitzen abermals an der Basis der Blätter die stets verzweigten Fruchtkörper. Dasselbe finden wir bei der Gattung *Landsburgia*. Die Fortpflanzungsorgane sind hier also an bestimmte Stellen gebunden. Das erinnert schon an die höheren Kryptogamen z. B. an die Charophyta oder Farne. Alle bereits erwähnten Beispiele sind die ersten Anfänge der gesetzmässigen Orientation der Organe untereinander.

Aus diesen Beispielen sehen wir deutlichst, dass der Thallus das Streben hat, sich in bestimmte und regelmässige Organe und zwar in dieselben, welche die Phanerogamen besitzen, zu gliedern. Wir werden später hören, dass der beblätterte Stengel der Phanerogamen eine andere Generation ist, als der beblätterte Thallus des Sargassum; es kann deshalb schon aus diesem Grunde allein von keiner Homologie dieser Pflanzen die Rede sein. Es sind dies blos wahre Analogieen im Reiche der Thallophyten, welche die Phanerogamen nachahmen. Wir werden später bei den Letzteren auch kennen lernen, dass der beblätterte Stengel eigentlich ein Complex ursprünglich selbständiger Glieder ist, wo sich eines aus dem anderen entwickelt. Dies ist weder beim Sargassum noch bei der Delesseria der Fall, denn hier bildet der Stengel mit den Blättern ein einheitliches Ganzes, dessen Teile sich nur durch die Form und das Gewebe gesondert haben.

Die Gliederung der Thallusteile bei den Tangen und Rotalgen hat den Zweck, die Funktionen in der Pflanze zu verteilen. Die Achse leistet der ganzen Pflanze Dienste als mechanische Stütze, erzeugt weitere Pflanzenteile mit Hilfe der Terminalzelle und führt in ihrem Gewebe Säfte in die Seitenorgane. Die Letzteren dienen teils als sporenbildende, teils als Assimilations- und Schwimmorgane. Ja, bei der Rotalge *Plocamium coccineum* haben sich die Spitzen der Seitenzweige in Haftscheiben umgeändert, vermittels welcher die Alge sich an Gegenständen, wie manche Rebe mit ihren Ranken an den Wänden anheftet.

Es ist interessant, dass je mehr der Thallus in zu verschiedenen Funktionen bestimmte Organe gesondert ist, desto mehr auch das Gewebe im Thallus gesondert erscheint, was übrigens leicht begreiflich ist, denn Eines hängt mit dem Anderen zusammen – ganz wie bei den Phanerogamen.

Bisher haben wir unsere Aufmerksamkeit den Lagern der am vollkommensten entwickelten Algen zugewendet. Wir müssen jedoch auch solche Formen beachten, welche weniger entwickelt sind und wo die Sonderung des Thallus in Achsen- und Blattanalogien nicht vorhanden ist. Solcher gibt es freilich viel mehr. Wir begegnen hier den sonderbarsten Formen, welche uns nicht einmal annähernd an einen beblätterten Stengel erinnern, wenngleich sie in die Abteilung der vollkommenen Braun- oder Rotalgen gehören. Beispielsweise führen wir hier an die Gattungen: *Padina*, *Neurocaulon*, *Constantinea Rosa marina*, *Dumontia*, *Halodictyon*, *Hymenocladia*, *Hormosira*, *Splachnidium*, *Cutleria*, *Lessonia*, *Himanthalia*, *Sporochnus* u. a. m. Es sind dies häufig sehr bizarre Formen, manchmal auch mit regelmässiger Verzweigung und Gliederung der Seitenorgane, aber eine Analogie der beblätterten Stengel finden wir bei denselben nicht.

Auch das ist beachtenswert, dass manchmal die ganze Alge ein einziges, flaches Blatt nachahmt, ohne dass eine Achse angedeutet wäre. Wir nennen hier z. B. die Gattungen *Laminaria*, *Osmundaria*, *Nereocystis*, *Macrocystis*, *Costaria*, *Cymathere* u. a. m. Ein solches Blatt hat seinen Stiel, welcher jedoch wurzelförmig im Substrat befestigt ist. Dass dieses Blatt mit dem Blatte der Phanerogamen nicht verglichen werden kann, ist offenbar, aber diese Erscheinung bestätigt uns zugleich, dass die Blattgebilde des Sargassum und anderer dieselbe Bedeutung haben, wie hier. Dies Alles bestätigt unsere weiter unten zum Ausdruck gebrachte Ansicht über die latenten Befähigungen des Pflanzenplasmas im Pflanzenreiche überhaupt. Das in den Geweben verkörperte Plasma kann, in welcher Verwandschaft immer, ähnliche, wenn auch morphologisch nicht homologe Organe hervorbringen.

Sowohl in der Abteilung der Rotalgen als auch in jener der Tange, welche so vollkommen morphologisch gegliederte Formen enthalten, kommen im Gegensatze hiezu zugleich niedrigst organisirte Formen vor, so dass sich dieselben von den niedrigsten Formen der Chlorophyceen fast gar nicht unterscheiden. Wir erinnern in dieser Beziehung blos beispielsweise an die Gattungen *Bangia*, *Porphyra*, *Lemanea*, dann an die Familien der *Ectocarpeen*, *Choristocarpeen* u. a. m. Diese Erscheinung entspricht dem bereits erwähnten Vorkommen vollkommener und unvollkommener Kopulationstypen in derselben Familie. Also auch die morphologische Gliederung des Thallus ist in jedweder Verwandtschaft der Thallophyten unstabilisirt. Hieraus ersehen wir am besten, wie ungleichmässig sich die verschiedenen Algenformen in den geologischen Zeiten

entwickelt haben und wie vielen Zweigen der höher organisirten Pflanzen allenfalls nur eine einzige Familie Ursprung gegeben haben mag. Während einige Gattungen einer Familie einen hohen Entwickelungsgrad erreichten, verharrten andere auf der niedersten Stufe bis in die neueste Zeit.

Die morphologische Mannigfaltigkeit der rezenten Algen bietet uns ein treues Bild davon, wie reich und voll Abwechslung wohl in der silurischen und vorsilurischen Periode die Art und Weise gewesen sein mag, in welcher sich aus den Wassertypen der Algen langsam auf dem aus den Gewässern emportauchender Festland terrestre Pflanzen gebildet haben.

Auch die Verzweigung des Algenthallus ist nicht einem einzigen Typus unterworfen, sondern sie ist mannigfaltigen Charakters. Wir werden in den späteren Kapiteln kennen lernen, dass die Verzweigungsreihe bei den Phanerogamen, Gefässkryptogamen und Muscineen durch feste Gesetze bestimmt ist. Die Gefässkryptogamen verzweigen sich dichotomisch, die Phanerogamen monopodial mit bestimmter Blatt- und Achsenorientation, die Laubmoose verzweigen sich monopodial, die Lebermoose dichotomisch und monopodial. Die Algen schliesslich verzweigen sich auf alle möglichen Weisen, was abermals der bereits hervorgehobenen morphologischen Unbeständigkeit dieses niedrigsten Pflanzentypus entspricht.

Die Mehrzahl der Algen hat eine monopodiale Verzweigung, wenn von einer Regelmässigkeit der Letzteren bei den Algen überhaupt die Rede sein kann. Ein solches Beispiel haben wir bei der Gattung *Sphacelaria* (siehe unten), wo regelmässig die Terminalzelle und deren Segmente arbeiten. Eine merkwürdige Alge mit vollkommener Verzweigungsart ist der Tang *Spermatochnus paradoxus*. Aus einer scheibenförmigen Basis kommen lange, baumartig verzweigte Thalluse heraus, welche mit der Terminalzelle wachsen. Die dicken und einfach gegliederten Seitenzweige bilden in regelmässigen Abständen Quirln und aus den herablaufenden Basen der Letzteren wird dann auf der Hauptachse die Aussenrinde gebildet. Aus den Winkeln dieser kleinen Zweige wachsen regelmässig lange Haare und hier entstehen dann auch die Vermehrungsorgane. Wir haben also bei dieser Alge: ein vollkommenes Wachstum vermittelst der Terminalzelle, eine vollkommene quirlige monopodiale Verzweigung, eine differenzierte Hauptachse und Seitenzweige, eine Berindung der Hauptachse, eine praecise Orientation der Haare und Vermehrungsorgane — im Wesentlichen also Alles, wie bei den Charophyten. Wenn wir von der geschlechtlichen Vermehrung der Letztgenannten absehen, so könnten wir in der erwähnten Alge beiläufig die Form sehen, in welcher sich ehemals die Eltern der Gattung *Chara* befunden haben mögen.

Dasselbe gilt von der Gattung *Batrachospermum*, wo gleichfalls die Terminalzelle regelmässig arbeitet und wo die monopodial entstehenden Seitenzweige in regelmässige Quirln gestellt sind.

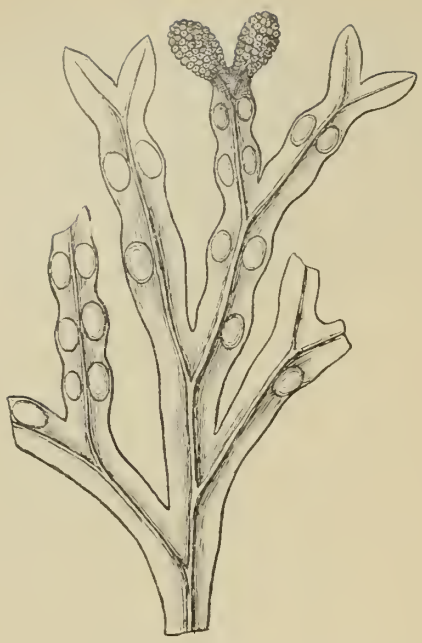


Fig. 31. **Fucus vesiculosus.** Thallusstück in nat. Gr., innen Luftblasen, oben Fructificationsorgane. (Nach Luerssen.)

Die Gattungen *Plumaria, Euptilota, Polysiphonia, Chylocladia* und viele Andere zeigen insgesammt eine monopodiale Verzweigung und regelmässig arbeitende Terminalzellen.

Aber auch eine regelmässige Dichotomie können wir bei den Rotalgen und Tangen verfolgen. Wenn wir z. B. die Gattungen *Myriodesma, Fucus* (Fig. 31), *Liagora, Furcellaria, Corallina, Mastophora* und den *Trematocarpus dichotomus* vergleichen, so lässt sich nicht bestreiten, dass hier eine wahre Dichotomie durchgeführt ist.

Aber sonderbar ist es, dass in einer und derselben Familie gleich neben dichotomisch geteilten Gattungen solche mit unregelmässiger oder monopodialer Verzweigung sich finden (siehe z. B. die Familie der Fucaceen); ja es kommen auch Gattungen vor, wo alle Arten der Verzweigung durchgeführt sind. Dies Alles bestätigt wiederum unsere schon früher hervorgehobene Beobachtung, dass die Algen uns in jeder Beziehung eine morphologische und phylogenetische Unbeständigkeit zeigen.

Die grosse Mehrheit der Algen verzweigt sich ganz unregelmässig in der Weise, dass auf dem Thallus weder betreffs der Grösse noch auch hinsichtlich der Locirung irgend eine Gesetzmässigkeit verfolgt werden kann. Der Thallus kann wo und wie immer in Seitengebilde von verschiedener Grösse aufwachsen. Allerdings ist in dieser Verzweigung immer ein gewisser Charakter ausgeprägt.

Die Trichomgebilde in Gestalt von aus der äusseren Zellschicht herausgewachsenen Haaren oder Höckerchen kommen zwar hie und da spärlich bei den Rot- und Braunalgen vor, aber immer nur an beschränkten Stellen. Es ist bekannt, dass bei den Wasserpflanzen das Haarkleid, welches nur bei den in der Luft lebenden Pflanzen eine Funktion hat, nicht vorkommt. Darum haben die erwähnten Trichome bei den Algen eher die Bedeutung eines Schutzes oder der Unterstützung des Schwimmens (Sporochnaceen).

Die Grösse und Dimensionen der Algen sind ebenfalls sehr verschieden. Die Süsswasser- besonders die Grünalgen sind entweder mikroskopisch klein oder haben makroskopisch nur das Ansehen winziger Kügelchen (Botrydium, Chaetophora), kleiner Büschelchen (Chroolepus), grüner

Fig. 33. **Macrocystis pyrifera** (nach Hooker).

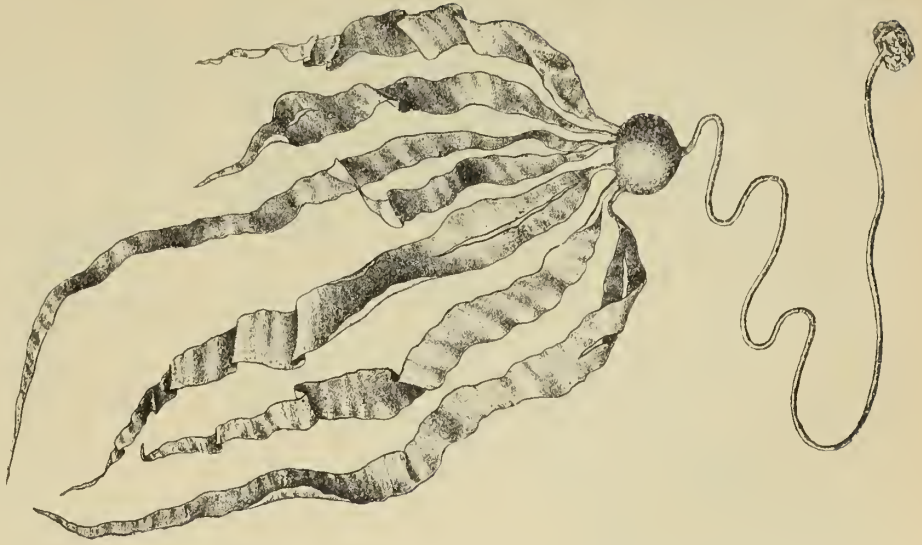


Fig. 32. **Nereocystis Lütkeana** (nach Ruprecht).

Überzüge (Chroococcus) oder eines Netzes (Hydrodictyon) oder von im Wasser schwimmender Fädchen (*Conferva*, *Cladophora*, *Oedogonium*). Im Meere dagegen erreichen die Algen grössere, ja manchmal riesige Dimensionen. Auf dem Boden des Meeres bilden die Algen zuweilen ausgedehnte Vegetationsformationen, wie es auf dem Festlande die Landpflanzen tun.

Keineswegs unter den Phanerogamen, sondern unter den Algen sind die grössten Pflanzen der Welt zu finden. Die *Nereocystis Lütkeana* (Fig. 32) in der Nordsee wird oft über 100 m lang. Der Thallus ist fingerförmig geteilt, die bandartigen Abschnitte sitzen auf einer hohlen Kugel (dem Schwimmorgan) und all' das ist an einem überaus langen Strick befestigt. Die *Macrocystis pyrifera* (Fig. 33) in den südlichen Meeren wird bis über 300 Meter lang. Ihre bandförmigen Abschnitte sitzen auf dem gemeinschaftlichen strickförmigen Thallus und haben an der Basis hohle Kugeln. Der Vegetationsgipfel schneidet fortwährend neue und neue bandartige Abschnitte ab, welche auf dem Meeresspiegel schwimmen. Die ganze Pflanze ist durch einen Strick an dem Meeresboden festgemacht. Diese Tange (ebenso wie das Sargassum) bedecken das Meer viele Kilometer weit. Auch andere Gattungen der Laminariaceen, Fucaceen etc. erreichen kolossale Dimensionen. Es ist dies der Überrest der Vegetation, welche schon in den silurischen Meeren in gleicher Gestalt gewuchert hat.

B. Charophyta (Armleuchter).

Diese Pflanzengruppe umfasst eine geringe Anzahl von Gattungen, deren wichtigste Vertreter *Chara* und *Nitella* sind. Es sind dies makroskopische (meistens 20—60 cm hohe) insgesammt grüne, selbständige, in süssem oder salzigem (Brack-) Wasser lebende Pflanzen.

Durch ihre äussere Erscheinung (Fig. 34), und wie wir gleich hören werden, auch durch ihre Organisation sind sie manchen phanerogamen Wasserpflanzen ähnlich, wofür sie auch Linné gehalten hat, indem er sie der Klasse *Monoecia, Monandria* beizählte, weil er deren Antheridien als Staubgefässe und die Oogonien als Fruchtknoten ansah. Auch auf andere Botaniker der älteren Periode machten die Charen den Eindruck von vollkommeneren Pflanzen. So hat sie z. B. Bauhin zu den Wasserschachtelhalmen („Equisetum foetidum sub aqua repens") und Jussieu zu den Najadeen gezählt.

Bemerkenswert ist, dass die Charophyten nicht Bewohner der weiten Meere sind, wie die Rot- und Braunalgen, mit denen sie morphologisch und phylogenetisch verglichen werden können. Schon daraus und dann aus dem Umstande, dass sie hohen Alters sind (man kennt sie schon aus der Triasperiode) geht ihre genealogische Selbständigkeit hervor.

Der Charophytenthallus ist stets in regelmässig abstehende Glieder und Knoten geteilt und wächst durch eine einzige Endzelle, welche nach

Fig. 34. **Chara foetida** A. Br. (nach Migula).

hinten Töchterzellen in gesetzmässiger Regelmässigkeit segmentirt. Diese Glieder sind entweder eine einfache Zelle oder sind sie von einer Rindenschicht umgeben, deren Zellen spiralig gewunden sind. Diese Rinde entsteht durch das nachträgliche Zusammenlaufen der Blattbasen und zwar

oberhalb und unterhalb der Blätter, so dass etwa in der Mitte des Gliedes die Blattspuren sich begegnen.

An den Stengelknoten waehsen im Quirl kurze Seitenzweige heraus, deren Wachstum bald aufhört, so dass sie mit den Blättern der Phanerogamen verglichen werden können. Diese Blätter sind fadenförmig, einfach oder in regelmässigen Abständen wiederholt in kleine Zweige geteilt. Die Blattquirln an den Stengeln wechseln mit einander ab.

Die Geschlechtsorgane (Fig. 37) sind durch Form und Geschlecht scharf von einander geschieden, indem sie Oogonien und Antheridien bilden. Beide (bei den ein- und zweihäusigen) sitzen an den Blättern und treten entweder als Beendigung der seitlichen Blättchen auf oder entstehen an der Stelle der letzteren.

Die Antheridien (Fig. 35) sind vollkommen rund, rot, an der Oberfläche mit 8 Schildern gedeckt, welche an der Innenseite inmitten einen ganzen Busch dünner, langer, querüber dicht gegliederter Fäden tragen (manubrium). In jeder solcher Fadenzelle entwickelt sich ein in ein dünnes, spiraliges Schwänzchen verengtes und am Ende mit zwei langen Cilien versehenes Spermatozoid.

Das entwickelte Oogonium enthält eine weibliche Mittelzelle (das eigentliche Oogonium), welches jedoch an der Oberfläche mit spiralig gewundenen, röhrenförmigen, sonach die Wand des Oogoniums bildenden Zellen umwickelt ist. Diese Spiralzellen gliedern am Ende eine oder zwei Zellen ab, welche ein Krönchen bilden.

Die Entwickelung des Oogoniums (Fig. 37) in der Jugend ist beiläufig dieselbe wie die des Blattknotens. Die rings um die Mittelzelle (n) im Kreise stehenden Knotenzellen (h) wachsen zu spiraligen Röhrchen heran und umgeben auf diese Weise das Oogonium. Das Letztere entsteht aus der Terminalzelle (s) und segmentirt noch an der Basis 1—2 bedeutungslose Wandungszellen (x).

An dem reifgewordenen Oogonium neigen sich die Krönchenzellen derart zurück, dass unter denselben Spalten entstehen, durch welche die Spermatozoiden eindringen und die Befruchtung bewirken. Nach der Befruchtung entwickelt sich eine einzige Oospore, welche von gedrehten Zellen umgeben ist, deren Innenwandungen dick und hart werden, so dass sie einen festen Panzer an der Oospore bilden, welcher auch überwintern oder längere Zeit ausruhen kann. Es geschieht auch häufig, dass die äusseren gedrehten Zellen abfallen und dass so auf der Oospore nur der feste Panzer mit den spiraligen Rippen erübrigt.

Wenn wir nun die Geschlechtsorgane und das Erzeugnis ihres Kopulationsaktes mit den Algen einer- und den Muscineen anderseits vergleichen, so sehen wir, dass wir hier ein getreues Bild der Cystokarpien bei den Rotalgen (Rhodophyceen) haben — sich z. B. die abgebildete *Lejolisia*. Auch hier sind die Sporen von der Zellwand umgeben, welche aus den unter dem Oogonium befindlichen Zellen aufgewachsen ist, blos mit dem

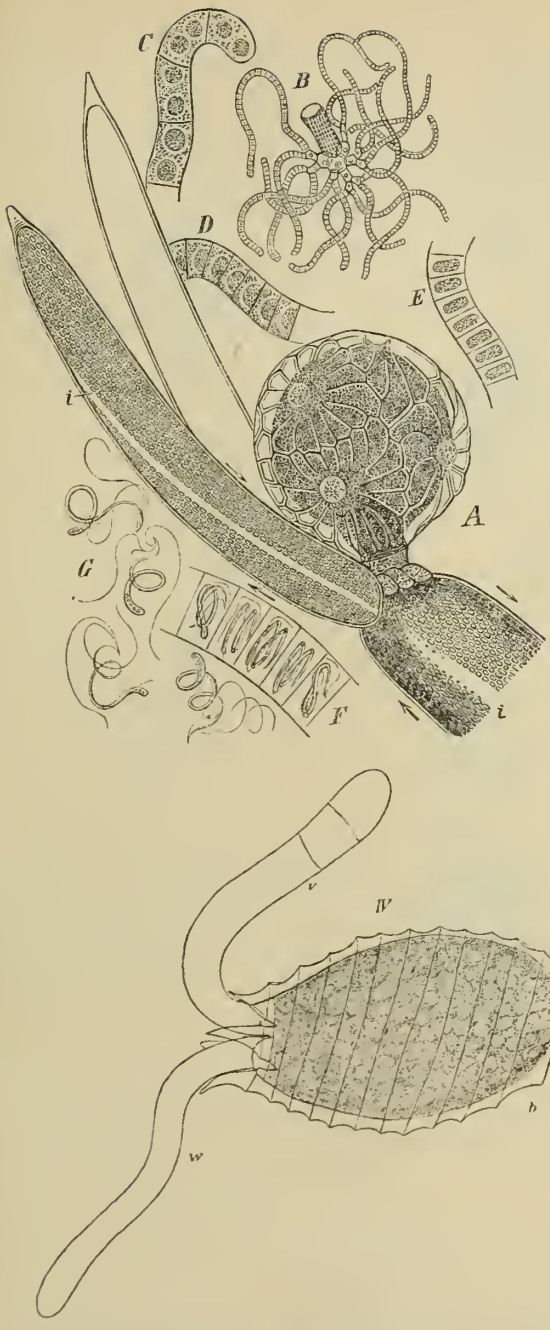


Fig. 35. **Nitella flexilis.** A) Fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, i) Interferenzstreifen zwischen den Plasmaströmungen, B) ein Manubrium mit langen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, C) Ende eines solchen Fadens, D, E) Entwickelungsstadien der Spermatozoiden, F, G) reife Spermatozoiden. (Nach Sachs.) B) Keimung der Spore von **Chara foetida**. v) Vorkeim, w) Wurzel (nach Migula).

Fig. 36. **Chara fragilis,** junge Keimpflanze; sp) Spore, i, d, q, pl) Vorkeim, d) Rhizoidenknoten, w'') Rhizoiden, w') Hauptwurzel, g) Blattquirl. (Nach Pringsheim.)

Unterschiede, dass hier diese Wand sich zumeist erst nach der Befruchtung bildet, während dies bei den Charophyten schon vor der Befruchtung erfolgt.

Bei den *Muscineen* ist das Oogonium oder die weibliche Zelle auch durch die Wandzelle verschlossen, welche sich vor der Befruchtung gebildet hat und das sogenannte Archegonium darstellt. Es

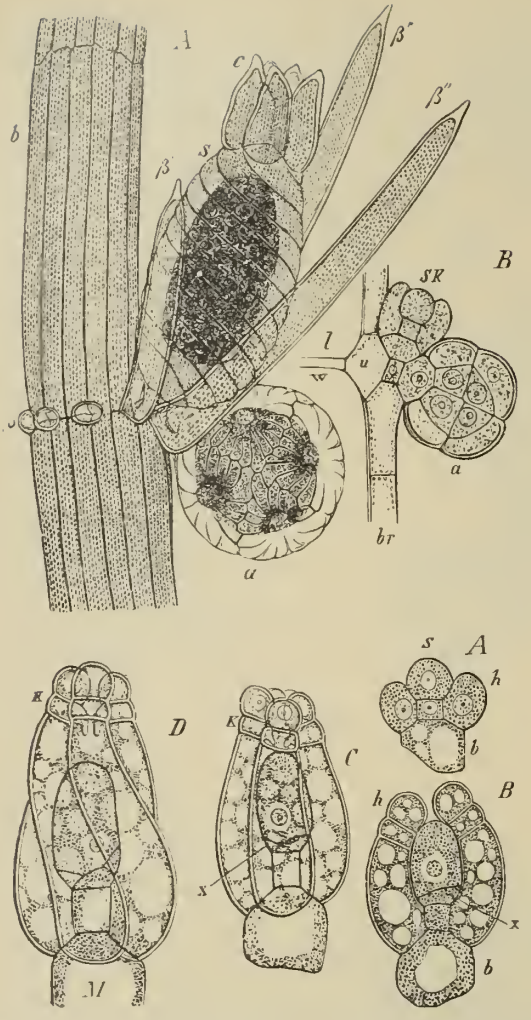


Fig. 37. **Chara fragilis.** A) Mittlerer Teil eines Blattes b), a) Antheridium, s) Eiknospe, β) Seitenblättchen, c) Krönchen. — M) Entwickelung der Eiknospe von **Nitella flexilis.** (Nach Sachs.)

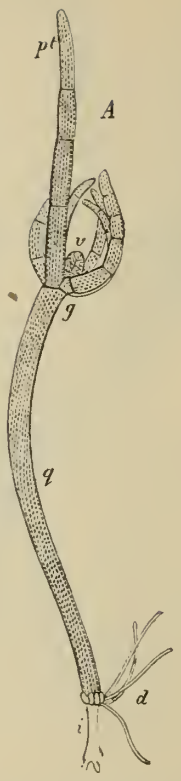


Fig. 38. **Chara foetida,** Vorkeim, älteres Stadium, i) blasser Teil unter dem Wurzelknoten, q—pt) Vorkeim, d) die Rhizoiden, g) Blattquirl, v) die Knospe für die definitive Pflanze (nach Sachs).

ist hiebei der Unterschied, dass die Archegonienwandung durch Segmentation der Archegoniumsgrundzellen entstanden ist und sich aus einer dieser Zellen gebildet hat.

Aus beiden Vergleichungen ersehen wir also, dass das weibliche Organ der Charophyten eher den Cystokarpien der Rotalgen ähnlich ist. Die Autoren pflegen in Verlegenheit zu sein, wie sie dieses Organ benennen sollen. Manche nennen es »Sporenknospe«, Andere »Eiknospe«, noch Andere »Sporange«. Es scheint uns das Alles überflüssig zu sein und wir würden vorziehen, die Benennung »Cystokarpium« beizubehalten, wodurch zugleich die Homologie mit den Rotalgen angedeutet wird.

Die Antheridien sind bei den Charophyten sehr zusammengesetzt und erinnern in gar nichts an die männlichen Organe der Rhodophyceen

Eher weisen sie auf die Antheridien der Muscineen hin, mit denen sie auffallend ähnliche Spermatozoiden haben. Die Organisation der Antheridien bei den Charophyten ist aber komplizierter als bei den Antheridien der Muscineen.

Das Erzeugnis der Geschlechtskopulation bei den Charophyten ist eine einzellige, ruhende Oospore. Bei den Rhodophyceen sind ebenfalls solche Sporen vorhanden, welche sich aber in grösserer Anzahl aus den befruchteten Zellen des Cystokarpiums zu bilden pflegen. Der Unterschied liegt hier also blos in der Sporenanzahl. Bei den Muscineen entsteht aus dem befruchteten Oogonium etwas ganz Anderes. Hier entsteht ein mehrzelliger Körper, welcher sich in ein ganzes, morphologisch und anatomisch zusammengesetztes Organ (das Sporogonium) entwickelt. Und dieses Organ bildet erst die Sporen. Das Erzeugnis der Kopulation bei den Charophyten ist daher den Kopulationserzeugnissen der Thallophyten, namentlich der Algen, nicht aber jenem der Muscineen ähnlich.

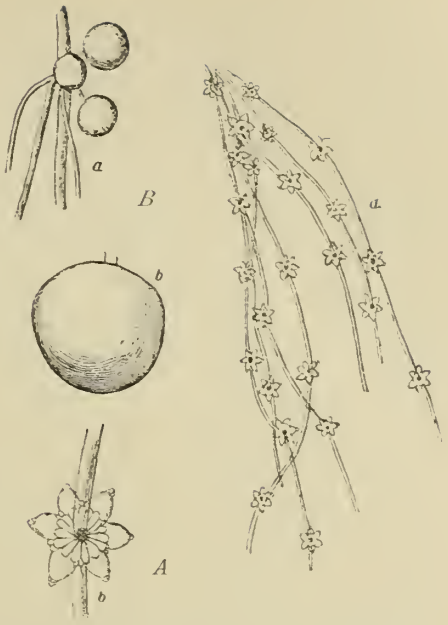


Fig. 39. A) Stengelknöllchen von **Chara stelligera**. — B) Wurzelknöllchen von **Chara aspera**. (Nach Migula.)

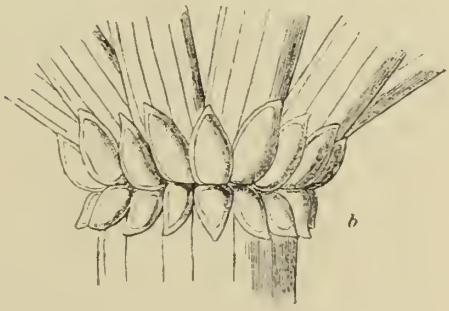


Fig. 40. Stipularkranz von **Chara ceratophylla**. (Nach Migula.)

Betrachten wir nun auch die vegetativen Teile der Charophyten und vergleichen wir dieselben mit den übrigen Kryptogamen. Vor Allem tritt an dem Charophytenthallus die Gliederung des Stengels oder der Hauptachse und der Seitenzweige, welche wir Blätter genannt haben, hervor (Fig. 35). Es sind dies allerdings nicht Blätter im Sinne der Phanerogamen, aber doch wohl differenzierte Thallusteile mit beschränktem Wachstum, wie wir solche bereits bei den Algen an mehreren Stellen kennen gelernt haben. Sie sind morphologisch den sogenannten Blättern der Laubmoose homolog. Diese Blätter haben auch die Eigentümlichkeit, dass sie in regelmässige, untereinander abwechselnde Quirln gestellt

sind. Diese Blätter bilden an der Basis auch gewisse stipuläre Anhängsel (Fig. 40). Die Seitenzweige entstehen immer nur in einem (Chara) oder in zwei (Nitella) dieser Blattwinkel in einem Quirl (und zwar durchweg in der Achsel des ersten Blattes). Die Stellung und Orientation zu den Winkelachsen ist also bei den Blättern der Charophyten noch stabilisierter als bei den Algen und ist jener der Moosblätter vollkommen gleich.

Die Hauptachse wächst mittels einer einzigen Terminalzelle auf, was ein gemeinsames Merkmal aller Thallophyten ist. Die Verzweigung ist, wie schon bemerkt wurde, typisch monopodial.

Die Charophyten bilden weder Gonidien noch Zoosporen noch schliesslich irgendwelche ungeschlechtliche Sporen, welche bei den Thallophyten eine allgemeine Erscheinung sind. In dieser Beziehung stimmen sie mit den Muscineen und höheren Kryptogamen überein. Bei einigen Arten (Chara stelligera) entstehen an den unterirdischen Stengelknoten sternförmige Knöllchen (Fig. 39), welche, wie die Knollen der Phanerogamen Reservestoffe enthalten und überwintern können, um im Frühjahre zu neuen Pflanzen aufzukeimen. Auch aus den Rhizoiden (Würzelchen) können sich einzellige Knöllchen bilden (Fig. 39). In den Blattwinkeln bilden sich besondere kleine Zweigen, welche über den Winter ruhen und im Frühjahre zu neuen Pflanzen aufwachsen können. Dies sind vegetative Vermehrungsarten, welchen wir bei den höchstorganisierten Phanerogamen begegnen und wovon wir gewisse Analogien auch bei den Laubmoosen sehen.

Die Rhizoide der Charophyten sind dünne, einfach und schief gegliederte Fäden, welche sich auch verzweigen können. Sie haben keine Knoten und sind nicht grün, da sie immer aus den Knoten an den älteren Teilen des Stengels oder auch des Vorkeims entstehen. Dem Werte nach sind dieselben also den Rhizoiden der Laubmoose völlig homolog. So vollkommen entwickelte Rhizoide finden wir bei keiner Alge.

Eine sehr wichtige Erscheinung bei den Charophyten ist die Keimung der Spore (Fig. 35, 36, 38). Dieselbe schwillt an und durchbricht am Ende die Hartschale, wobei sofort eine Zelle abgeschieden wird, welche sich in 2 Teile scheidet. Aus einer Hälfte wächst nach unten die Hauptwurzel (w) und aus der zweiten nach oben ein langer Faden (v), welcher sich querüber in Zellen gliedert — der sogenannte Vorkeim. Der Vorkeimsfaden verlängert sich auffallend, bildet unten zuerst einen Knoten, aus welchem die Rhizoide (d) herauswachsen, oberhalb desselben dann einen zweiten Knoten, welcher die Grundlage zu dem Quirl der Seitenblätter (g) abgibt. Aus der ältesten Zelle des Blattquirls bildet sich die Knospe (v) für den definitiven Stengel und die Pflanze, welche so aus dem Vorkeime erst aufwächst. Ausnahmsweise entwickeln sich die Vorkeime auch aus den Knoten der älteren Stengelteile der Gattung Chara und daran wieder neue Stengel. So sind dieselben also der vegetativen Vermehrung dienstbar.

Infolge dessen haben wir hier 2 Pflanzenstadien: 1. Den temporären, sterilen, ungeschlechtlichen Vorkeim und 2. die stabile, geschlechtliche, sporenbildende, aufrechte, definitive Pflanze. Manche legen diese beiden Stadien als 2 verschiedene Generationen aus (A. Braun). Gewöhnlich wird der Vorkeim der Charophyten mit dem Protonema der Laubmoose verglichen.

Eines wie das Andere scheint uns unrichtig zu sein, wie auch schon Migula bemerkt hat. Es ist allerdings gewiss, dass wir hier zwei Stadien haben, welche wir besser zwei Achsen (auf dieselbe Art, wie bei den Phanerogamen) nennen könnten. Sowie bei vielen Phanerogamen aus dem Samen ein blos mit Schuppen besetzter Wurzelstock und aus den Winkeln dieser Schuppen erst der definitive, oberirdische Stengel als zweite Achse aufwächst, so ist auch bei den Charophyten der Vorkeim ein in der Wesenheit ebenso wie die definitive Pflanze organisiertes Pflänzchen, denn es hat selbst Wurzeln, teilt sich selbst in Noden und Internoden, bildet selbst einen Blattquirl, also alles, wie bei der definitiven Pflanze. Er selbst bildet auch keine Sporen, weder geschlechtliche noch ungeschlechtliche. Wir können daher im Vorkeim der Charophyten keineswegs die erste Generation, wohl aber die erste Achse und dann im Stengel die zweite Achse (auf dieselbe Art, wie bei den Phanerogamen) erblicken.

Die Chantransia-Generation der Gattung *Batrachospermum* sowie andere Fälle dieser Art bei den Thallophyten lassen sich überhaupt nicht gut mit dem Vorkeim der Charophyten vergleichen. Auch das Protonema der Laubmoose hat eine andere morphologische Bedeutung. Bei diesen sind es in aller Unregelmässigkeit verzweigte, blos quergegliederte Fäden, welche allmählich in Würzelchen übergehen. Auf diesen bilden sich an welchen Stellen immer — Höckerchen als Knospen für die definitiven beblätterten Stämmchen. Das Protonema der Laubmoose bildet ebenfalls kein Hauptwürzelchen.

Dies Letztere als ein und der grüne bereits gegliederte Vorkeim als zweiter Pol erinnern eher an die Entwickelung des Embryos der Farne. Wenn wir die Gattung *Ceratopteris* vergleichen, so haben wir an den ersten Anfängen des auf dem Prothallium entstehenden Embryos eigentlich dasselbe. Der Vorkeim der Charophyten gleicht deshalb dem Embryo der Farne oder dem Sporogon der Laubmoose, nur mit dem Unterschiede, dass der Vorkeim samt der definitiven Pflanze uns eine geschlechtliche, sporenbildende Pflanze darstellt. Es ist dies so, als ob aus dem Prothallium der Farne, aus dem befruchteten Archegonium neuerdings ein Prothallium hervorkäme. Wenn das, aus dem Archegonium auf dem Prothallium der Gattung *Ceratopteris* hervorgewachsene Embryonalanaphyt nicht weitere Anaphyten gebären, sondern von neuem Archegonien tragen würde, so hätten wir denselben Vorgang, wie bei den Charophyten.

Diese morphologische Ansicht über den Vorkeim der Charophyten ist gewiss die richtigste und der Anschauung Migulas am nächsten.

Auf Grund dessen, was wir bisher über die Charophyten gesagt haben, müssen wir zugeben, dass dieselben unter den Kryptogamen einen hochorganisierten Typus darstellen. Dieser Typus geht schon so hoch, wie der der Muscineen, obgleich ganz in seiner Art, da er weder zu den Laub- noch zu den Lebermoosen irgend welche nähere Beziehungen hat. Es ist dies also ein selbständiger Typus, welcher sich parallel neben den Muscineen aus den niedrigeren Thallophyten in unvordenklichen Zeiten entwickelt hat. Mit den Algen hat er überhaupt nichts gemein und deshalb ist es unrichtig, wenn man ihn denselben beizählt. Wenn eine solche Vergleichung überhaupt am Platze wäre, so könnte von derselben höchstens hinsichtlich der vollkommensten Gattungen aus der Gruppe der Melanophyceen und Rhodophyceen die Rede sein*).

Es ist demnach am richtigsten die Charophyten als selbständige Gruppe hinter die Algen neben die Muscineen zu stellen. Diese Ansicht hat auch der Charophytenmonograph Migula ausgesprochen**).

In gedrängter Übersicht können wir folgende Punkte hervorheben, warum wir die Charophyten als eine höher organisierte Gruppe der Kryptogamen ansehen müssen:

1. Die Gliederung des Thallus in eine Achse mit unbegrenztem und in Blätter mit begrenztem Wachstum.
2. Die Stellung der Blätter in regelmässigen und abwechselnden Quirlen.
3. Das Aufwachsen der Seitenzweige blos aus den Blattwinkeln.
4. Der Vorkeim hat die Natur der Farnembryone.
5. Die regelmässige Stellung der Geschlechtsorgane an den Blättern.
6. Die Entwickelung echter, gegliederter Rhizoide.
7. Die an die Muscineen erinnernde Compliziertheit und Vollkommenheit der männlichen und weiblichen Organe.
8. Das Nichtvorhandensein ungeschlechtlicher Sporen.

Die Charen wachsen im Wasser, gewöhnlich in grosser Menge, indem sie am Boden der Teiche, Seen und Tümpel besondere Formationen bilden. Einige sind einjährig und vermehren sich alljährlich durch reife Sporen; andere sind perennierend und überwintern im Wasser. Manche vermehren sich, wie wir schon erwähnt haben, vegetativ mittelst Knollen und kleinen Zweigen.

Am bemerkenswertesten ist infolge ihrer Lebensweise die Art *Chara crinita*, welche gern im Salzwasser wächst. Dieselbe ist ungleichmässig fast

*) Einige Autoren stellen die Charophyten direkt zu den Chlorophyceen oder in deren Nähe; sie haben jedoch mit denselben nur ein einziges Merkmal gemeinsam — die grüne Farbe!

**) Viele französische Botaniker (so Maout und Decaisne) stellen die Characeen ebenfalls als selbständigen Typus zwischen die Pteridophyten und Muscineen.

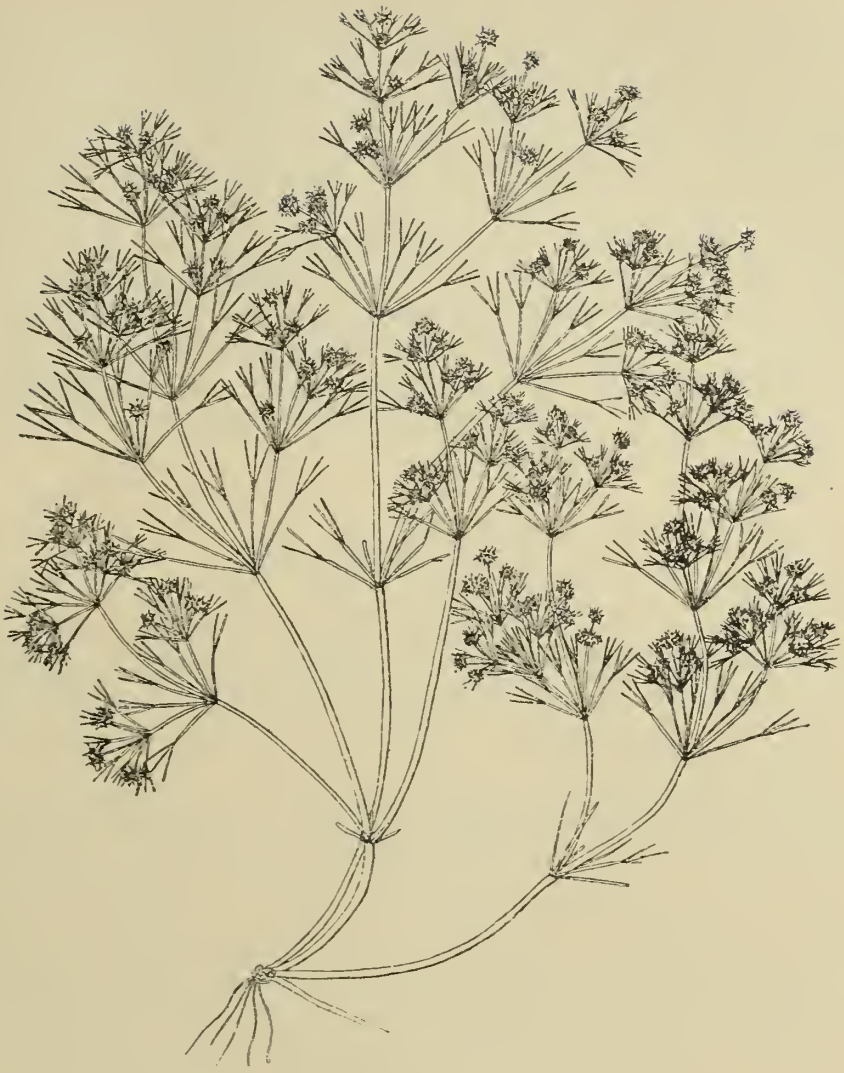


Fig. 41. **Nitella capitata** Ag. (Nach Migula.)

in ganz Europa verbreitet, kommt hie und da auch sehr häufig, aber fast immer nur im weiblichen Geschlechte vor. Männliche Pflanzen mit Antheridien wurden bisher blos in Frankreich, Siebenbürgen und am kaspischen See gefunden*).

*) In Böhmen kommt sie blos in salzigen Gewässern bei Oužic vor. Čelakovský führt an, dass sie hier blos in Exemplaren männlichen Geschlechts gefunden wurde; dies ist aber unrichtig, denn die Pflanzen, die Čelakovský in der Hand hatte, sind insgesamt weiblich!

Auf Standorten, wo blos weibliche Pflanzen wachsen, vermehrt sie sich trotzdem durch reife Sporen, obzwar dieselben nicht befruchtet worden sind (sie ist einjährig). Durch Versuche wurde wiederholt dargetan, dass die unbefruchteten Sporen reifen und keimen. Wir haben hier also einen im Pflanzenreiche denkwürdigen Fall der echten Parthenogenese. Es wurden auch Versuche mit unbefruchteten Sporen anderer Arten von Charen angestellt, aber da entwickelten sich die unbefruchteten Sporen entweder gar nicht oder sie entwickelten sich zwar, aber gelangten nicht zur Keimung. Unserer Ansicht nach wäre es dankbar, diese Frage durch Versuche an verschiedenen Charophytenarten zu studieren und eventuell die Ursache und Entstehung der parthenogenetischen Arten zu suchen.

Unsere Charophyta sind zumeist nur durch die Gattungen *Chara* und *Nitella* (Fig. 41) vertreten, welche Gattungen aber anatomisch und habituell ziemlich verschieden sind.

C. Moose (Muscineae).

Zwei Typen sind es, welche diese Pflanzengruppe bilden: Die Laub- und Lebermoose. Diese beiden Typen gehen parallel nebeneinander; einer ist von dem anderen phylogenetisch unabhängig. Gemeinschaftlich ist ihnen blos die Lebensweise, dann die Art, wie sie ihre Sporen und Generationen entwickeln.

Aus der einzelligen Spore keimt bei den Laubmoosen zuerst das fadenförmige, einer Cladophora ähnliche Protonema, auf welchem sich eine Knospe und aus dieser das beblätterte Stämmchen bildet, welches die Antheridien und Archegonien trägt. Aus der Spore der Lebermoose keimt direkt das beblätterte Stämmchen oder das flache, ungegliederte Lager, welches wiederum die Antheridien oder Archegonien enthält. Lager und Stämmchen sind grün, also selbständig und fast immer an der Luft lebend; in dieser Generationsform verbringen sowohl die Laub- als die Lebermoose ihr Leben. Das mit Hilfe der Spermatozoiden befruchtete Archegonium wächst zu einem eigenen, aus zusammengesetztem Gewebe gebildeten, makroskopischen, gewöhnlich unten gestielten, oben kugelig verdickten Körper, dem sogenannten Sporogonium auf. Das Sporogonium ist als eigene Generation von dem beblätterten Stämmchen abgegliedert und bildet in seinem Inneren die Sporen. Das Sporogonium ist also die zweite sporenbildende, aber ungeschlechtliche Generation. Diese Generation geht nach der Ausstäubung der Sporen zugrunde, ist also temporär.

Die Entwickelung, Form und Zusammensetzung der Archegonien und Antheridien sind bei den Laub- und Lebermoosen ziemlich gleichartig.

Das Archegonium entsteht anfangs auf der Oberfläche des Lagers als Zellenhöcker (nur bei der Gattung Anthoceros ist es in Lager versenkt und mit dem Lagergewebe verwachsen). Der Zellenhöcker

entstand durch Segmentierung aus der ursprünglich einzigen Zelle. Er verwandelt sich schliesslich in ein mehrzelliges, unten bauchig verdicktes, dann in einen dünnen, langen Hals verengertes, entweder dem Lager aufsitzendes oder auch ziemlich lang gestieltes Gebilde (so namentlich bei den Laubmoosen). Bei den Riccien umwachsen die benachbarten Lagerzellen das Archegonium derart, dass es schliesslich im Lager vollständig versenkt ist und blos mit dem Halsende aus demselben hervorragt.

Auf dem Durchschnitt (Fi. 89b) sehen wir, dass sich der Halsteil aus einigen, parallelen Zellenreihen (gewöhnlich 4-6) zusammensetzt. Die mittlere Reihe (die Kanalzellen) resorbieren sich bald und der so entstandene Kanal füllt sich mit Schleim. Auch die verdickte untere Partie des Archegoniums hat mehrzellige Wände (in 1—3 Schichten), worin sich die grosse Eizelle befindet. Ober derselben befindet sich ursprünglich noch eine kleinere Bauch-

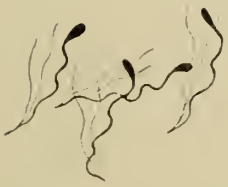


Fig. 42. Die Spermatozoiden der Muscineen.

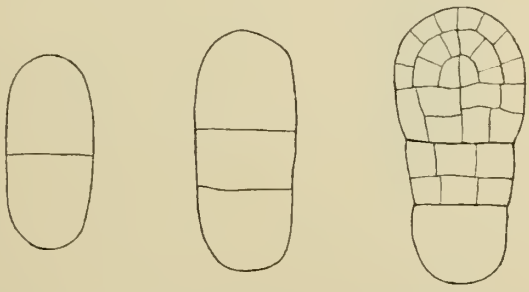


Fig. 43. Schematische Darstellung der ersten Segmentierung der befruchteten Eizelle bei den Muscineen.

zelle, welche jedoch schliesslich auch zerfliesst und so ist dann die Bauchzelle mit Schleim bedeckt, welcher sie teilweise vor dem Eindringen von Wasser schützt, teilweise den Zutritt der Spermatozoiden erleichtert. Zur Zeit der Reife treten die Zellen am Halsende auseinander, wodurch die Öffnung in den Kanal erweitert wird.

Auch die Entstehung der Antheridien hat einen ähnlichen Verlauf. Auch hier wölbt sich eine Zelle aus dem Lager heraus, worauf sie sich durch wiederholte Segmentierung in ein kugeliges oder cylindrisches, verschieden lang gestieltes Körperchen*) verwandelt, welches äusserlich eine einschichtige Wandung und innerlich eine Menge von Zellen hat, aus denen sich in jeder ein kleines Spermatozoid bildet (Fig. 89c). Die Spermatozoiden strömen zur Reifezeit aus dem geöffneten Antheridium heraus. Sie sind vorn verdickt, hinten in ein spiralig gedrehtes Schwänzchen verschmälert

*) Nur bei *Anthoceros* sind die Antheridien in das Lager versenkt, um sich schliesslich heraus durchzureissen; bei *Riccia* entsteht eine Umwachsung, wie bei den Archegonien.

und am Ende mit zwei langen Cilien versehen (Fig. 42). Sie bewegen sich munter und gelangen mit Wasser (Regen, Tau) auf das Archegonium.

Die befruchtete Eizelle teilt sich vorerst durch eine zur Länge des Archegoniums senkrechte Scheidewand und durch fortschreitende weitere Teilung der Zellen bildet sich aus der unteren Zelle der sogenannte Fuss und aus der oberen die sogenannte Kapsel, welche sich in einen längeren oder kürzeren Stiel verengert (Fig. 43). Manchmal ist die Kapsel vollkommen sitzend. Der Fuss wird schliesslich stärker und ist durch ein differenziertes Gewebe scharf von dem Gewebe des Stämmchens geschieden. Zur Reifezeit dringt der Fuss gewöhnlich tief in das Gewebe des Stielchens oder des Lagers ein.

Die Wandungen des Archegoniums bilden an dem reifen Sporogonium an der Basis eine kleine häutige Scheide oder sie reissen sich auch ringsum ab oder sitzen auf der Kapsel als Haube (calyptra). Der erstgenannte Fall kommt bei den Lebermoosen und Torfmoosen (Sphagnum), der letztere bei den Laubmoosen vor.

Das Gewebe in dem reifenden Sporogone ist reich an lebenden Zellen, deren Inhalt sich in 4 Zellen teilt, welche sich mit steifen, häufig mit einer eigentümlichen Struktur versehenen Wandungen umgeben und so sich in Sporen umwandeln, welche schliesslich durch eine Öffnung aus dem Sporogone herausstäuben.

Die Einzelnheiten in der Bildung der Sporogone, ihres Öffnens, der Sporenbildung, der Schleudern (Elateren), Säulchen etc. sind sehr mannigfaltig und bilden eine Grundlage der speciellen Systematik. Wir wollen vorläufig diesen Punkt ausser Betracht lassen und unsere Aufmerksamkeit der Bedeutung des Archegoniums und Sporogons zuwenden.

Die Eizelle stellt uns bei den Thallophyten unleugbar ein Oogonium dar. Dieses Oogonium ist aber schon vor der Befruchtung durch die vielzelligen Wandungen des Archegoniums eingeschlossen. Die Cystokarpien der Rotalgen haben zwar auch mehrzellige Wandungen, welche jedoch zumeist erst infolge der Befruchtung entstehen, ebenso wie die Früchte der Gattung *Coleochaete*. Eine grössere Ähnlichkeit mit den Archegonien haben die weiblichen Organe der Charophyten, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier nach der Befruchtung die Eizelle sich in eine einzige Spore umwandelt. Streng genommen, ist also das Archegonium der Muscineen vermöge seiner Organisation zwar den erwähnten drei Formen verwandt, aber identisch ist es mit ihnen nicht, indem es hier ein spezifisch besonders entwickeltes Organ darstellt. Es ist gewiss komplizierter und vollkommener als alle ähnlichen Organe bei sämtlichen Thallophyten. Seiner Entstehung zufolge ist es ein Trichomprodukt auf der Oberfläche des Lagers. Dies beweisen auch die sogenannten Haarparaphysen, welche ganz ähnlich in der Jugend zwischen den Archegonien während der Blüte sich entwickeln, nur mit dem Unterschiede, dass sie steril bleiben.

Die Paraphysen dienen dann nur als Hülle der zarten Archegonien in der sogenannten Blüte.

Eine ähnliche Bedeutung hat das Antheridium der Muscineen, welches übrigens in analoger Zusammensetzung bei verschiedenen Thallophyten vorkommt. Die Vollkommenheit des Moosantheridiums ist in der Regel durch die entwickelte einschichtige Wandung gekennzeichnet.

Das Sporogon der Muscineen zeigt sich uns nicht als Frucht, sondern als besonderes, neues, morphologisches Gebilde, welches sogar bedeutende makroskopische Dimensionen annimmt (siehe z. B. die Gattungen Polytrichum, Buxbaumia, Sphagnum, Bartramia). Das Sporogon ist etwas neues, was bei den Thallophyten nirgends vorkommt, denn aus dem Oogonium der Thallophyten entstehen blos Sporen und sonst weiter nichts. Das Sporogon ist bei den Laubmoosen am vollkommensten entwickelt, sowohl morphologisch als auch anatomisch. Auch seine Entwickelung nach der Befruchtung dauert gewöhnlich längere Zeit, manchmal auch 2 Jahre (Hypnum cupressiforme reift 1 Jahr, Polytrichum commune 13, Dicranum 17—22, Grimmia, Coscinodon 22—24 Monate). In dieser Gestalt hat es einen langen, dünnen Stiel (die sogenannte Seta) und eine kugelige oder keulenförmige Kapsel. Mit dem aufgedun-

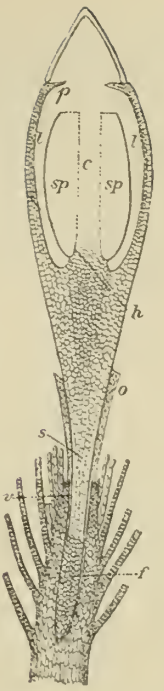


Fig. 44. Orthotrichum stramineum, Längsschnitt durch das Sporogon; f) Fuss, v) Vaginula, s) Seta, h) Hals, sp) Sporensack, l) Luftraum, c) Columella, p) Peristom. (Nach Limpricht.)

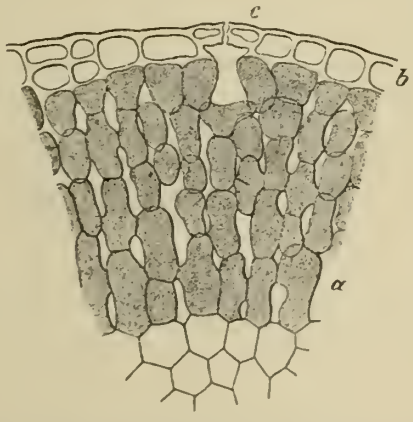


Fig. 45. Bryum argenteum, Querschnitt durch den Halsteil des Sporogons, a) Palissadengewebe, b) Epidermis, c) Spaltöffnung. (Nach Haberlandt.)

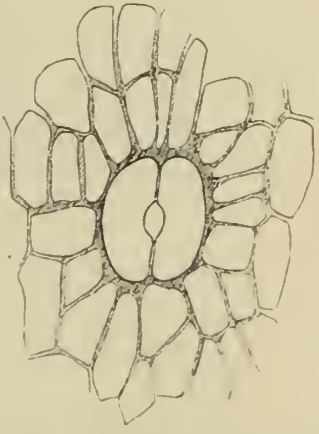


Fig. 45a. Orthotrichum leiocarpum, Spaltöffnung aus der Kapselwand. (Nach Limpricht.)

senen Fuss ist es in das Ende des Stämmchens eingefügt (Fig. 44). Durch die Achse der Kapsel geht eine feste Säule (columella), um welche herum sich eine sporenbildende Gewebeschicht entwickelt. Äusserlich beobachten wir eine echte Epidermis mit echten Spaltöffnungen von derselben Zusammensetzung und Entwickelung, wie bei den Blättern der Phanerogamen (Fig. 45, 45a). Unter der Epidermis finden wir (meistenteils in dem Halsteil) grünes Palissadengewebe und Schwammparenchym, wie bei den Phanerogamenblättern. Der Stiel des Sporogoniums hat eine äussere Epidermis, dann mehrere Schichten eines festen Gewebes, ferner ein Leitparenchym und in der Achse einen Streifen Leitgewebe, welches häufig von einer Schutzscheide umgeben ist — im Wesentlichen also den ersten Anfang eines Gefässbündels. Das Leitgewebe übergeht in die Kapsel. Wir ersehen aus dieser Konstruktion, dass das Sporogon selbständig leben und sich entwickeln kann. Seine Gewebe sind identisch mit jenen des Phanerogamenblattes. Die verdickte Kapsel gleicht dann der flachen Blattspreite, die Säule

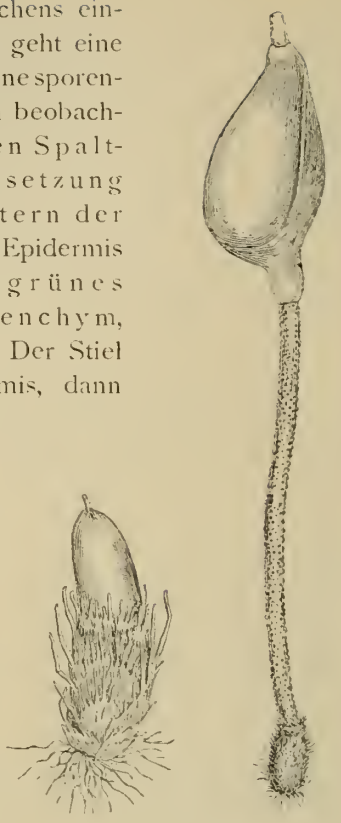


Fig. 46. Buxbaumia aphylla, Jugendstadium und die Pflanze im Alter, nur aus blattlosem Sporogon bestehend. (Nach Bruch-Schimper.)

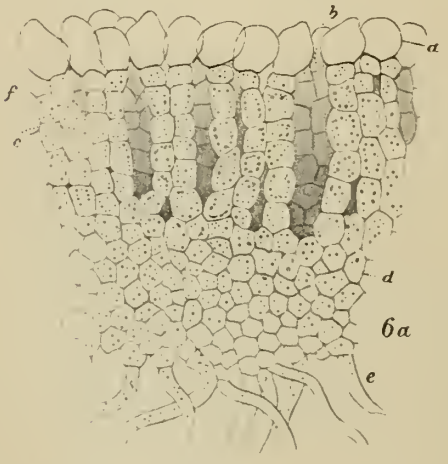


Fig. 47. Riccia Bischoffii, Längsschnitt des Thallus, a) turgide hyaline Zellen der Oberfläche, b) Öffnungen in die Hohlräume, f) chlorophyllose Zellen mit tanzenden Körperchen, c) senkrechte grüne Zellen, d) Parenchym, e) Rhizoiden. (Nach Velen.)

der Mittelrippe des Blattes, das Stielchen des Sporogoniums dem Blattstiel. Hier sieht man also, dass aus der befruchteten Eizelle im Archegonium der Laubmoose das echte Blatt der Phanerogamen oder Farne sich gebildet hat.

Auch das Farnblatt trägt dann die Sporen, wie die Kapsel des Sporogoniums. Schon in dem vorigen Kapitel haben wir auseinandergesetzt, dass der Embryo des Farns *Ceratopteris* sich

aus der Eizelle des Archegoniums ganz analog wie das Sporogonium der Laubmoose entwickelt und dass das aufgewachsene junge Pflänzchen auf dem Prothallium dieselbe Gestalt hat, wie das Sporogonium, nur mit dem Unterschiede, dass die Spreite nicht massiv, sondern flach ist. Auf dem ersten Blatte der Ceratopteris wächst dann das zweite Blatt, auf diesem das dritte u. s. w., bis aus den Basen sämtlicher Blätter die Achse entsteht. Die ersten Blätter stellen uns also echte Anaphyten der Phanerogamen dar, wie noch im zweiten Teile speziell auseinandergesetzt werden wird. Es ist demnach das Laubmoossporogonium ein echtes Anaphyt im Sinne der Phanerogamen.*)

Das Sporogonium stellt sich uns sonach als neue Generation dar, welche wir bei den Thallophyten nirgends gefunden haben. Diese Generation übernimmt schliesslich bei den Farnen auch eine vegetative Funktion auf Kosten der ersten (des Prothalliums), welche bald verschwindet. Interessant ist es, dass bei der Gattung *Buxbaumia* (Fig. 46) das Sporogonium so vollkommen entwickelt ist, wie wir es sonst bei keinem anderen Laubmoose finden, und dass hier das Sporogonium bereits auch eine vegetative Funktion übernimmt, denn sowohl das Stämmchen als auch dessen Blätter verkümmern frühzeitig und das Moos verbringt nach der Befruchtung sein Leben nur im Sporogon-Stadium. Hierin liegt eine schöne Bestätigung der oben dargelegten Theorie.**)

Die Sporogone der Lebermoose sind im Ganzen weniger vollkommen organisiert. So insbesondere haben sie auf der Oberfläche keine Spaltöffnungen, die Seta ist aus einförmigen, verlängerten Zellen von zarten Wandungen zusammengesetzt, infolgedessen das Sporogonium bald zu Grunde geht. Ebenso schnell ist seine Entwickelung. Dieser zarten Organisation wegen fällt die Reife der Sporogonien der Lebermoose meistenteils in die Sommerzeit. Deshalb ist es auch erklärlich, warum die Mehrzahl der Lebermoose ihre Heimat in den wärmeren Ländern***) haben, und wir können aus denselben Umständen den Schluss ziehen, dass die Lebermoose als ein niedriger als die Laubmoose organisierter Typus in den alten geologischen Perioden mannigfaltiger waren, als sie es jetzt sind.

Unter den Lebermoosen besitzt die Gattung *Anthoceros* (Fig. 56) das am vollkommensten entwickelte Sporogonium, denn an diesem ist die

*) Über diese Deutung des Sporogons habe ich schon vor 20 Jahren in meinen Vorlesungen vorgetragen und im Jahre 1897 habe ich dieselbe Sache in meinem Werke »Laubmoose Böhmens« S. 16 veröffentlicht. — Auf ähnliche Weise hat auch Pax seine Meinung über die Deutung des Sporogons in der »Morphologie der Pfl.« S. 373 ausgesprochen.

**) Merkwürdigerweise gelangt Goebel zum entgegengesetzten Schlusse, dass die *Buxbaumia* das niedrigst organisierte Laubmoos sein soll! Diesen Schluss zieht Goebel aus der Reduktion der männlichen Pflanze und aus der Reduktion des beblätterten weiblichen Stämmchens.

***) Die Verbreitung der Lebermoose über den Erdball hat Ähnlichkeit mit Verbreitung der Familie der Orchidaceen

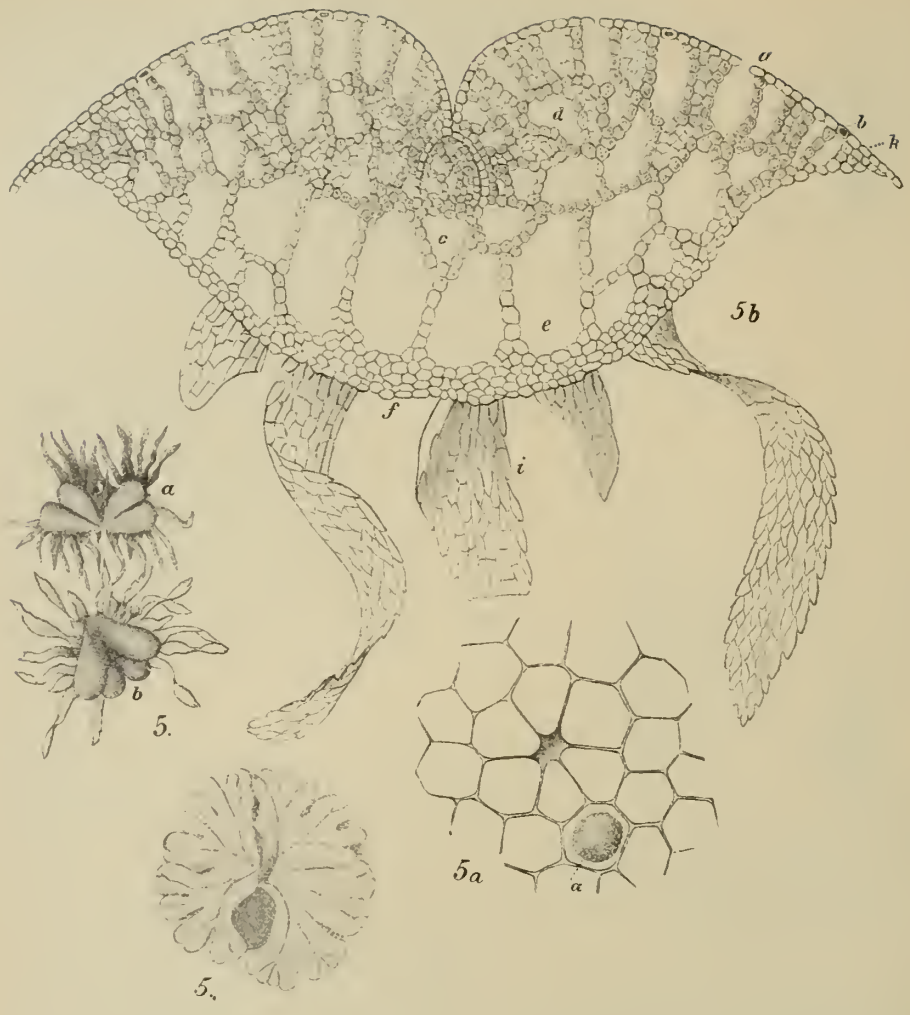


Fig. 48. **Ricciocarpus natans,** 5) terrestre Form, 5, a, b) Wasserform, 5a) Epidermis auf der Thallusoberseite mit einer Spaltöffnung, a) ein Körper in der Epidermiszelle. 5b) Querschnitt durch den Thallus: a) in den Hohlraum führende Spaltöffnung, k) chlorophyllose Epidermis, d) grünes Gewebe mit Hohlräumen, e) blasses Gewebe, f) hyalines Basalgewebe, i) einschichtige violette Schwimmschuppen, c) junges Glied. (Nach Velen.)

Mittelsäule (columella) entwickelt und in der echten Epidermis befinden sich echte Spaltöffnungen. Ausserdem hat dieses Sporogonium eine lange Dauer in der Weise, dass es an der Basis fortwährend neu wächst, während an der Spitze gleichzeitig die Reife eintritt.

Es könnte eingewendet werden, dass auch auf dem Thallus der Lebermoose (bei *Marchantia, Fegatella* u. s. w.) Spaltöffnungen vorhanden sind. Es wundert mich, dass bisher noch niemand auf dieses Moment aufmerksam gemacht hat. Die Spaltöffnungen der eben erwähnten zwei Gattungen sind

zwar sehr kompliziert und haben dieselbe Funktion, wie die Spaltöffnungen der Phanerogamenblätter, aber sie sind unechte Spaltöffnungen oder phylogenetisch den Spaltöffnungen der Phanerogamen nicht homolog.

Vergleichen wir nur andere Gattungen von Lebermoosen, wo ebenfalls Spaltöffnungen vorkommen. Bei der Gattung *Riccia* finden wir in dem Thallus auf der Oberseite vertikale Reihen dünnwandiger, chlorophyllreicher Zellen (Fig. 47), zwischen welchen infolge des Auseinandertretens der Zell-

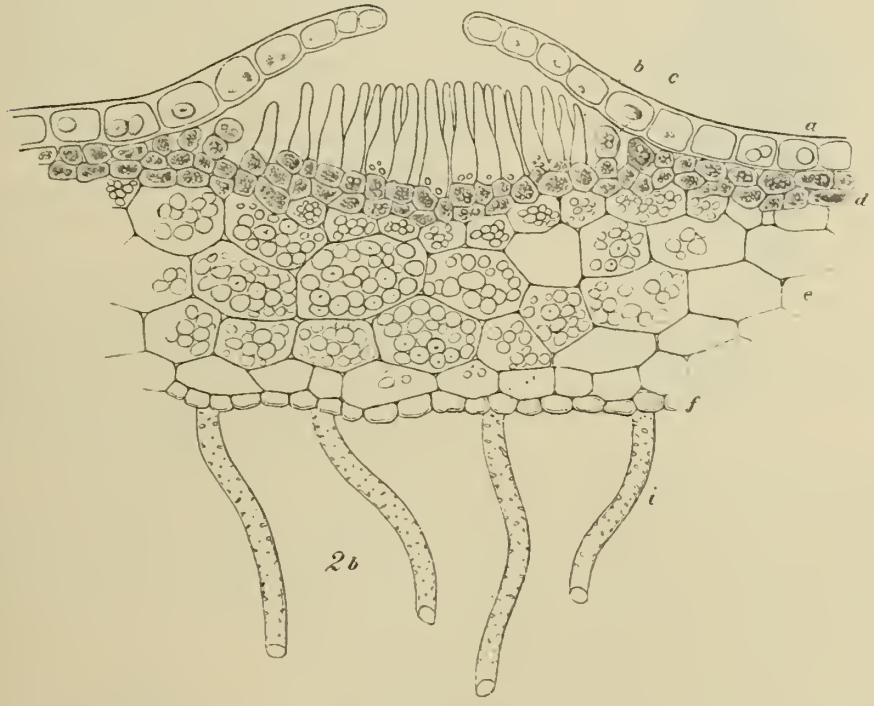


Fig. 49. **Fegatella conica,** 2b) Querschnitt durch den Thallus: a) chlorophyllose Epidermis, b) flaschenförmige hyaline Zellen in der Athmungshöhlung, c, d) chlorophyllreiche Zellen, e) grosse Parenchymzellen mit Stärkekörnern, f) untere Epidermis, i) Rhizoiden; 2c) Epidermis mit Spaltöffnungen. (Nach Velen.)

reihen unregelmässige Höhlungen entstehen, welche auch in die Oberfläche mittels unregelmässiger kleiner Öffnungen münden. Diese Öffnungen sind durch grosse, makroskopisch dem Thallus einen krystallinischen Glanz verleihenden hyalinen Zellen verschlossen.

Auch bei *Ricciocarpus natans* (Fig. 48) finden wir unter der Oberfläche blosse intercellulare, aber grössere Höhlungen, welche ebenfalls mit den kleinen Öffnungen in der Epidermis kommunizieren.

Bei *Grimaldia fragrans* sind es ebenfalls nur unter der Epidermis befindliche Höhlungen, welche in eine, mit einigen von den anderen nur wenig unterschiedenen Zellen bekränzte Öffnung münden.

Fig. 50. **Fegatella conica.** Epidermis mit Spaltöffnungen. (Nach Velen.)

Bei *Fegatella conica* und *Marchantia polymorpha* haben wir schliesslich grosse, ziemlich kompliziert eingerichtete Höhlungen. Bei der letztgenannten Art befinden sich in der Höhlung baumartige, für die Assimilation bestimmte Zellen, bei jener (Fig. 49, 50) dicht nebeneinandergestellte, hyaline flaschenförmige Zellen, welche höchst wahrscheinlich optischen Zwecken dienen, denn erst unter ihnen befindet sich eine Schicht von Assimilationszellen. Bei beiden ist die grosse Öffnung von einem ganzen Kranze enger und dichter Zellchen umgeben. Aber auch hier entstand die Öffnung durch Auseinandertreten der Epidermiszellen.

Aus all' dem ersehen wir, dass die Entstehung der Spaltöffnungen in dem Thallus der Lebermoose und ihre Einrichtung von den Spaltöffnungen der Phanerogamen und Sporogonien wesentlich verschieden ist. Bei diesen allen schneidet sich eine Epidermiszelle ab, welche sodann in zwei Teile sich sondert, und durch das Auseinandertreten beider Hälften entstehen dann die sogenannten Schliesszellen in den Spaltöffnungen. Bemerkenswert ist, dass diese charakteristischen Schliesszellen ohne Ausnahme sich bei allen Gefässkryptogamen und allen Phanerogamen vorfinden — und ebenso auch an den Sporogonien der Laubmoose. Das ist gewiss ein nur zu deutlicher Wink für das Verständnis des phylogenetischen Zusammenhanges dieser Organe.

Die bereits erwähnten Spaltöffnungen mit Schliesszellen sind demnach von den Spaltöffnungen an dem Lebermoosthallus verschieden, wie Frank (Lehrb. I. p. 149) gut bemerkt.

So wie das Stämmchen der Laub- und Lebermoose eine Reihe von zwar nicht homologer, aber den phanerogamen Pflanzen analoger Organe ausbildet, so haben auch die frondosen Lager der Lebermoose eine den Phanerogamen analog gebildete Epidermis und Spaltöffnungen.

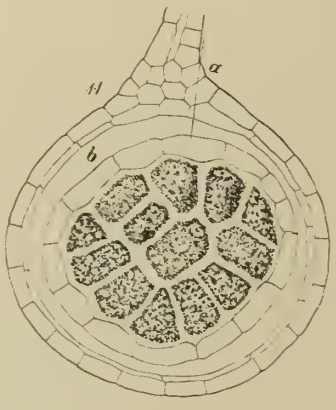


Fig. 51. **Ricciocarpus natans,** Durchschnitt eines jungen Sporogons. a) zweischichtiges Archegonium, b) einschichtige Sporogonwand. (Nach Leitgeb.)

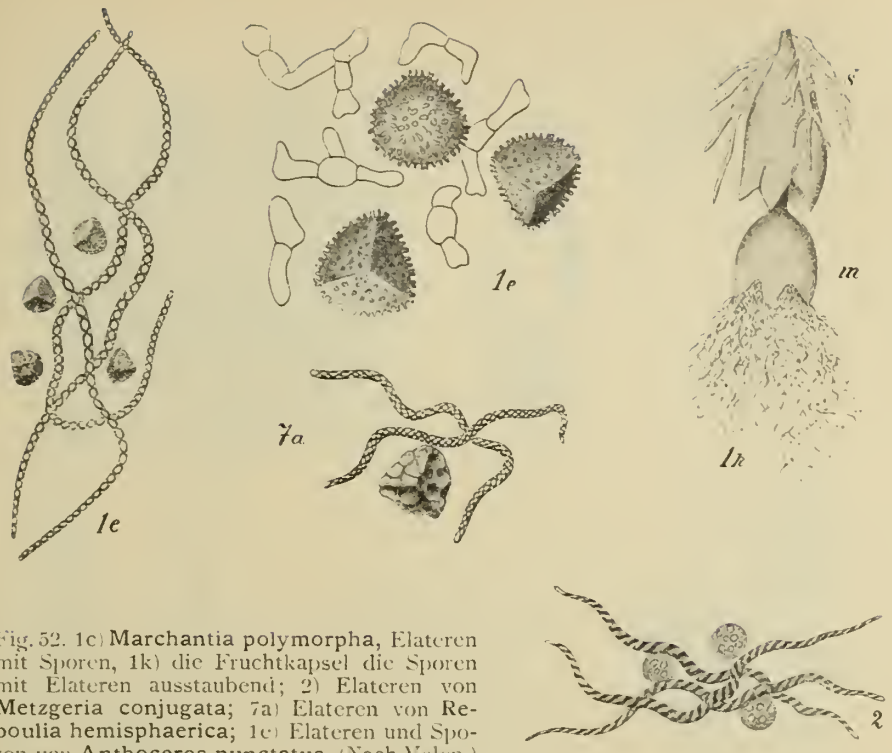


Fig. 52. 1c) **Marchantia polymorpha**, Elateren mit Sporen, 1k) die Fruchtkapsel die Sporen mit Elateren ausstaubend; 2) Elateren von **Metzgeria conjugata**; 7a) Elateren von **Reboulia hemisphaerica**; 1e) Elateren und Sporen von **Anthoceros punctatus**. (Nach Velen.)

Wir haben vorher gesagt, dass *Anthoceros* und *Buxbaumia* die vollkommensten Sporogonien besitzen. Die unvollkommensten Sporogonien haben im Gegensatze hiezu die *Ricciaceen*. Das Sporogonium der Letzteren tritt aus dem Lager nicht einmal hervor, es durchreisst blos zur Reifezeit oben oder unten das Lager wie ein kugeliges Höckerchen. Es ist kugelig, ohne Fuss, Seta und Calyptra. Sein ganzes Gewebe verwandelt sich in Sporenzellen, nur eine einzige äussere Zellenreihe bleibt steril, indem sie so die Sporogoniumswand bildet (Fig. 51). Von dem ganzen Sporogonium der Laubmoose ist lediglich diese Zellenschicht übrig geblieben. Wenn die Sporen reif geworden sind, zerfliesst auch diese Sporogonwand. Elateren sind keine entwickelt. Der Übergang zu den Thallophyten ist also hier ganz evident. Wenn auch die eben beschriebene Wand verschwinden würde, so hätten wir dieselbe Frucht wie bei *Coleochaete*.

Nicht nur durch das Sporogonium, sondern auch durch andere Merkmale zeigen sicha uch die *Ricciaceen* als niedrigst organisierter Typus der Archegoniaten. Der Thallus stellt sich hier als flacher Körper dar, welcher sich blos dichotomisch teilt, so dass er eine sternförmige Gestalt annimmt. Diese Dichotomie, die einzelligen Rhizoide und das Vorhandensein zarter Schüppchen auf der Unterseite des Lagers bindet sie blos an die eigentlichen Lebermoose.

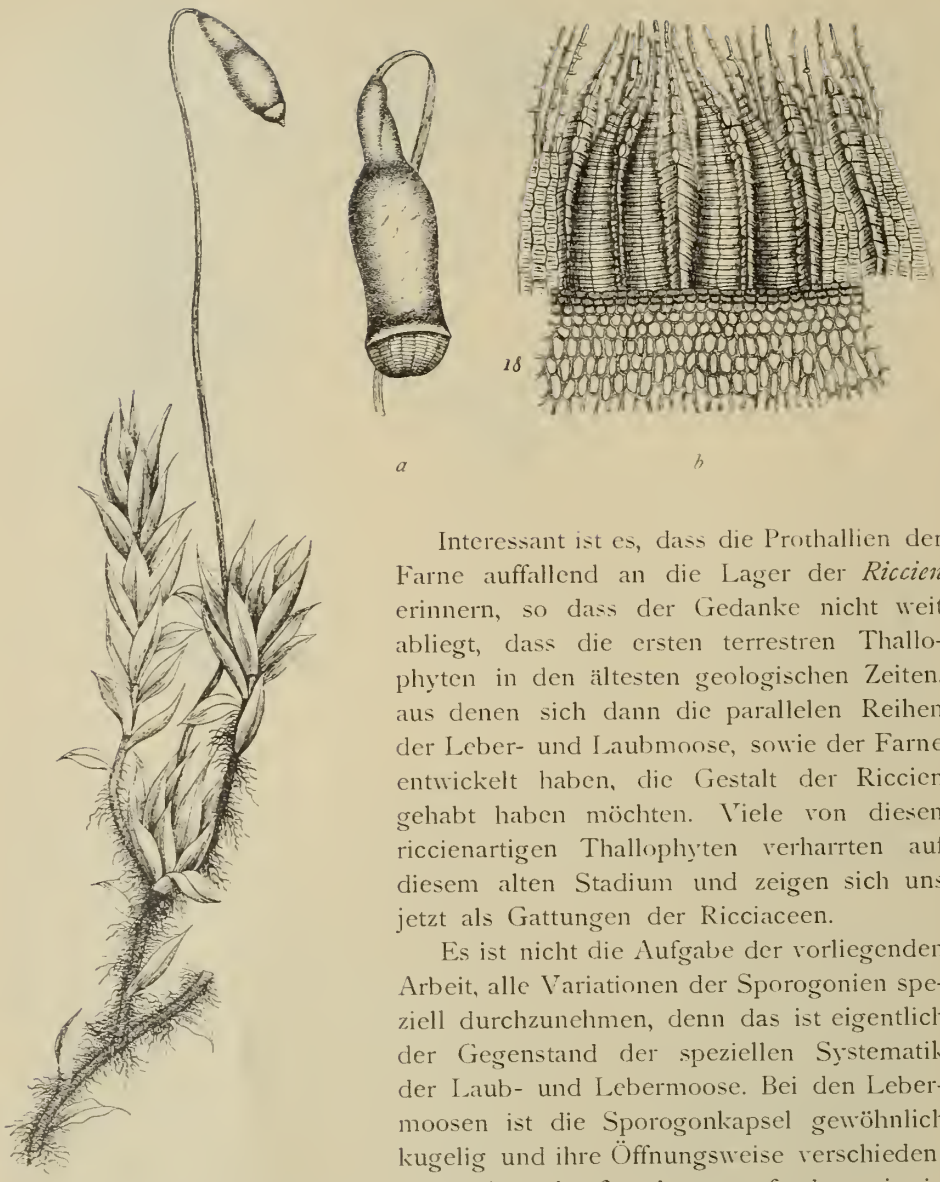


Fig. 53. Bryum bimum, Pflanze mit einem Sporogon, a) reife Kapsel, entdeckelt, b) Peristom. (Nach Bruch-Schimper.)

Interessant ist es, dass die Prothallien der Farne auffallend an die Lager der *Riccien* erinnern, so dass der Gedanke nicht weit abliegt, dass die ersten terrestren Thallophyten in den ältesten geologischen Zeiten, aus denen sich dann die parallelen Reihen der Leber- und Laubmoose, sowie der Farne entwickelt haben, die Gestalt der Riccien gehabt haben möchten. Viele von diesen riccienartigen Thallophyten verharrten auf diesem alten Stadium und zeigen sich uns jetzt als Gattungen der Ricciaceen.

Es ist nicht die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, alle Variationen der Sporogonien speziell durchzunehmen, denn das ist eigentlich der Gegenstand der speziellen Systematik der Laub- und Lebermoose. Bei den Lebermoosen ist die Sporogonkapsel gewöhnlich kugelig und ihre Öffnungsweise verschieden; sie springt häufig derart auf, dass sie in 4 Klappen aufbricht. Die winzigen Sporen werden durch elastische und hygroskopische Schleudern (E l a t e r e n) herausgeschnellt. Diese Schleudern sind einfache, schlangenförmige, an der Innenwand mit Spiralen versehene Zellen (Fig. 52). Nur bei der Gattung *Anthoceros* sind die Elateren unvollkommen und sonach verschieden, wodurch sich diese Gattung wiederum als zumeist abweichender Typus der Lebermoose qualifiziert.

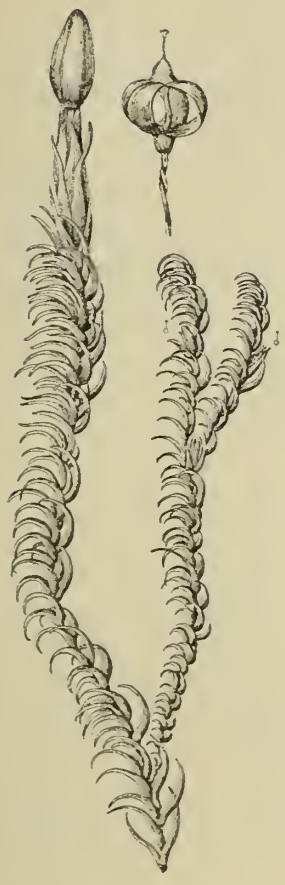


Fig. 53a. **Andreaea falcata**, Pflanze mit einer Kapsel, oben geöffnete reife Kapsel. (Nach Bruch-Schimper.)

Eine bei weitem grössere Mannigfaltigkeit haben die Sporogone der Laubmoose. Dieselben sind gewöhnlich langgestielt (bei der Gattung *Meesea* ist die Seta über 10 cm lang) mit einer unten halsigen, walzenförmigen, kugeligen oder birnförmigen Kapsel. Im Inneren ist die Mittelsäule (columella) entwickelt, um welche sich die Sporenschicht windet, und dahinter befindet sich ein Hohlraum, in welchen die Sporen hineinfallen. Selten wann bleibt die Fruchtkapsel solid, gewöhnlich öffnet sie sich oben durch einen Deckel (Fig. 53). Am Rande der Mündung befindet sich eine oder zwei Reihen von Peristomzähnen, welche stark hygroskopisch empfindlich sind, indem sie sich im Trockenen öffnen und in der Nässe schliessen (um die Sporen in der Kapsel vor dem Eindringen des Wassers zu schützen). Die Peristomzähne entstanden zumeist aus abgerissenen, verdickten Zellwänden, seltener setzen sie sich aus einem ganzen Komplex kleiner Zellen zusammen (Tetraphis, Polytrichum).

Die Kapsel mit dem Deckel ist in der Jugend mit dem abgerissenen oberen Teile des Archegoniums bedeckt, der sich in der Gestalt einer Mütze oder Haube von verschiedener Form zeigt: kappen- oder glockenförmig, glatt oder behaart (Orthotrichum, Polytrichum). Schliesslich fällt sie samt dem Deckel ab.

Die Seta dreht sich zur Zeit, wo die reifgewordenen Sporen herausstäuben sollen, durch den Einfluss des Trockens oder der Feuchte spiralig, wodurch die Kapsel in eine Bewegung gerät und die Sporen herauswirft. Dies ist der Ersatz für den Mangel von Schleudern, welche sich bei den Laubmoosen niemals entwickeln.

Eine abweichend eingerichtete Kapsel hat die Gattung *Andreaea* (Fig. 53a). Diese Kapsel springt zur Reifezeit durch 4 Längsspalten, so dass 4 parallellaufende, unten und oben verbundene Bändchen entstehen. Letztere drücken sich, wenn es trocken ist, zusammen, wodurch die Sporen heraustreten; im Regen und

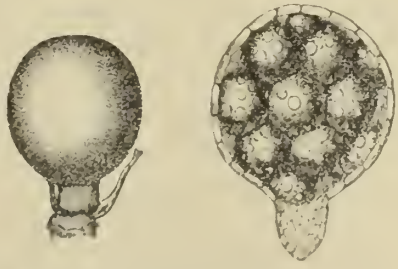


Fig. 54. **Archidium phascoides**, Fruchtkapsel mit wenigen, grossen Sporen. (Nach Bruch-Schimper.)

in der Feuchte dehnen sie sich aus, wodurch die Schliessung der Kapsel bewirkt wird. Es ist dies also eine andere, aber zu demselben Zwecke dienliche Einrichtung, wie das Peristom bei den übrigen Laubmoosen. Das ganze Sporogon der Andreaea ist in den stielartig verlängerten Stengelzweig eingefügt, welcher so die Seta nachahmt. Dies kommt auch bei der Gattung *Sphagnum* vor (Pseudopodium, Fig. 87).

Eine abenteuerliche Gestalt nimmt die Kapsel bei der Gattung *Splachnum* an, wo die abgeteilte Kapselbasis (die sogenannte Apophyse) sich zu einer aufgeblähten Kugel, zu einem riesigen Schilde oder Kragen vergrössert, auf welchem die verhältnismässig kleine Kapsel sitzt. Die *Splachnaceen* sind unter den Laubmoosen auch dadurch merkwürdig, dass sie, obzwar sie selbständig assimilieren, ihre Nahrung auch noch dem organischen (animalen) Substrat entnehmen. Mit dieser Lebensweise steht wahrscheinlich auch die ungewöhnlich ausgebildete Apophyse im Zusammenhange.

Das unvollkommenste Sporogon haben einige Gattungen aus der Familie der *Phascaceen* (Archidium, Fig. 54, Ephemerum, Taf. I. Fig. 5, Phascum). Hier ist die Seta nicht entwickelt, ebensowenig auch die Säule; häufig sind auch keine Spaltöffnungen vorhanden. In der einschichtigen Kapselwand von *Archidium* befinden sich blos 16—20 grosse Sporen. Diese Sporogone ähneln infolge ihrer Einfachheit tatsächlich — wie bei den Riccien — einer einfachen Frucht und fallen auch als runde, niemals durch einen Deckel sich öffnende Frucht vom Stämmchen weg.

Hiemit haben wir die morphologische Bedeutung des Sporogoniums aller Muscineen durchgenommen; wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit der ersten Generation zu, welche als Thallus oder beblättertes Stämmchen die Antheridien und Archegonien trägt.

a) Lebermoose (Hepaticae).

Dass die *Ricciaceen* einen einfach organisierten Thallus besitzen, wurde bereits erwähnt. Die übrigen Lebermoose weisen eine sehr mannigfaltige Thallusentwickelung auf. Wir haben da ein formloses Lager in Laubform (Marchantia) — aber auch Lager in Gestalt eines beblätterten Stämmchens. Ausserdem weisen auch die Blättchen am Stämmchen verschiedene Gestaltungen und Gruppierungen auf, so dass wir bei den Lebermoosen den Schlüssel für das Verständnis des beblätterten Laubmoosstämmchens finden. Nicht minder bieten auch verschiedene biologische Erscheinungen ein sehr interessantes Material zu vergleichenden Studien und ist es daher begreiflich, warum gerade die Lebermoose schon seit langem die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen haben. In neuerer Zeit sind in dieser Beziehung die Studien Goebels die bemerkenswertesten.

Gerade bei den Lebermoosen sehen wir, wie der ungegliederte Thallus der Wasseralgen unter dem Einflusse des terrestrischen Lebens

sich in Organe gliedert, welche befähigt sind, in der Luft und auf dem festen Boden zu leben und sich zu erhalten. An den Lebermoosen können wir die Beobachtung machen, wie aus den Thallophyten Phanerogamen entstehen. Dieser Vorgang hat sich in den alten, geologischen Zeiten tatsächlich abgespielt, in Zeiten, wo aus den Urgebirgs- und silurischen Meeren die ersten Inseln und Kontinente emportauchten.

Die einfachste Form laubartiger Lager haben die Gattungen der sog. frondosen Lebermoose (Hepaticae frondosae). Von den europäischen nennen wir da z. B. die Gattungen: *Pellia* (Fig. 55), *Aneura, Metzgeria*, *Marchantia*, *Fegatella, Preissia*, *Reboulia, Anthoceros* (Fig. 56) u. s. w.

Fig. 55. Pellia epiphylla, ganze Pflanze in nat. Gr., fruchtend, in der Mittellinie sitzen die Antheridien. (Nach Velen.)

Diese Lager zeigen durchweg ein dorsiventrales Wachstum infolge ihrer flachen Verbreitung auf dem Substrat. Nur einige *Aneuren* wachsen auch vertikal und verlieren allmählich auch die Differenzierung der Rücken- und Bauchteile. Die Rückenseite ist glatt, zumeist mit deutlich ausgebildeter Epidermis und Spaltöffnungen; die Bauchseite hat nicht immer eine deutlich ausgebildete Epidermis und keine Spaltöffnungen, trägt zahlreiche Rhizoide und zarte Schüppchen. Nur selten fehlen die Rhizoide und dies erfolgt durch den Einfluss der Lebensbedingungen. So hat z. B. bei den *Riccien* die Gattung *Ricciocarpus* Würzelchen an der am Wasserufer wachsenden Form, während die im Wasser lebende Form keine Rhizoide besitzt. Die im Wasser wachsende *Marchantia* verliert die Spaltöffnungen.

Überhaupt ist der Einfluss des Wassers auf die Gestaltung und die anatomische Zusammensetzung des Lebermoosthallus gerade so mächtig, wie bei den Phanerogamen. In dieser Beziehung sind *Riccia fluitans* und *Ricciocarpus natans* bemerkenswert. Die erstgenannte Pflanze bildet am Wasserufer flache, sternförmige Lager (Fig. 57), im Wasser dagegen dünne, lange Gabeln. Auch zwischen dem terrestren und dem im Wasser lebenden *Ricciocarpus* ist gar keine Ähnlichkeit (Fig. 48). Der terrestre bildet flache Lager mit breiten Lappen, im Wasser bekommt er aber die Form eines herzförmigen Körpers, mit roten, bandförmigen Schüppchen auf der Unterseite, welche als Schwimmorgane dienen (umgewandelte Schüppchen der Landform). Mag man die Pflanze auf welche Weise immer in's Wasser

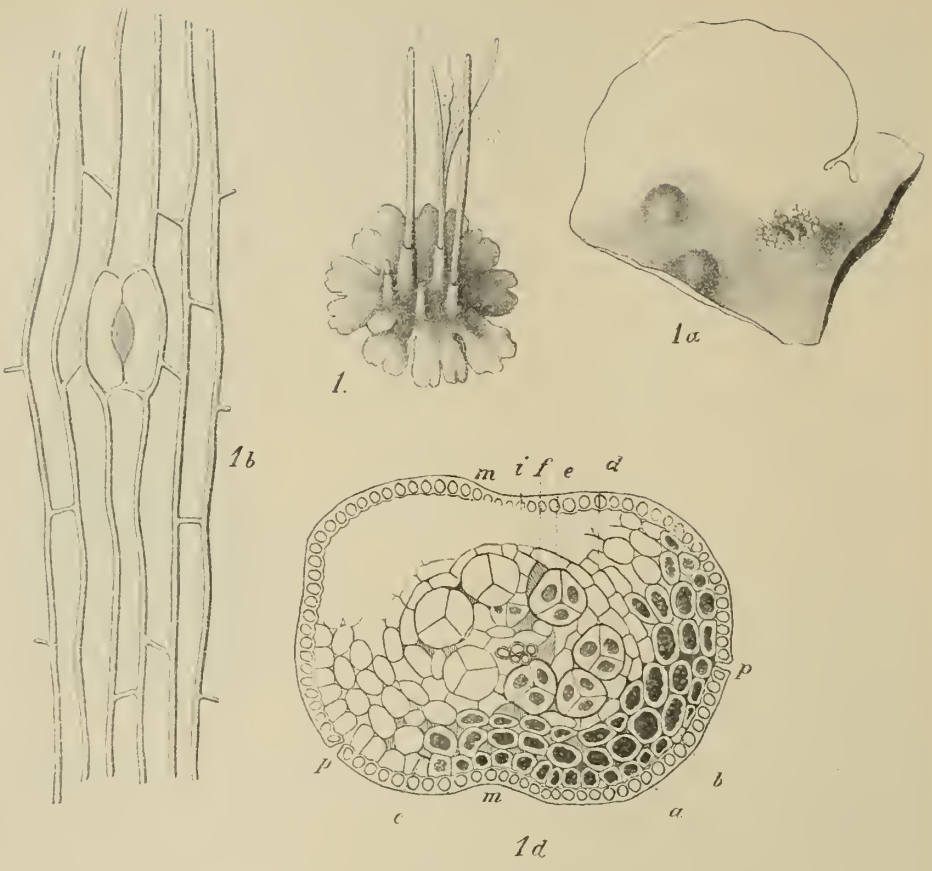


Fig. 56. **Anthoceros punctatus.** 1) Wenig vergr. fruchtende Pflanze, mit einer aufgesprungenen Fruchtkapsel, 1a) Thallus mit 3 Höckern, in denen Antheridien enthalten sind, 1b) Epidermis mit einer Spaltöffnung aus der Kapselwand, 1d) Querschnitt durch die Fruchtkapsel: a) Epidermis, p) Spaltöffnung, b) grosse, dünnwandige chlorophyllreiche Zellen, c) grosse Intercellularräume, d) gestreckte blasse Zellen, welche das sporenbildendes Gewebe umhüllen, e) grosse Zellen, in welchen Sporen tetraëdrisch entstehen, f) Hohlräume, i) Zellen, aus welchen Elateren entstehen, k) Columella, m) hier spaltet die Kapsel. (Nach Velen.)

werfen, so fällt sie mit Hilfe ihrer Schwimmorgane stets mit der Aussenseite nach oben, wo sich die Spaltöffnungen befinden. Diese Schwimmorgane dienen also dazu, dass der Thallus durch den Wellenschlag nicht umgestürzt werde. In beiden Fällen (bei Riccia und Ricciocarpus) sind nur die terrestrischen Formen fruchtend, während die im Wasser lebenden sich nur vegetativ durch Nachwuchs und Teilung des Thallus vermehren. So erscheinen sie dann im Wasser in erstaunlicher Menge, wie die Wasserlinse.

Auch das Lager der *Aneura pinguis* verändert je nach dem Substrat und der Wassermenge seine Gestalt sehr.

Die Terminalzelle, durch welche die Verzweigung erfolgt, hat sowohl bei den frondosen als auch bei den foliosen Lebermoosen eine verschiedene

Form: die zweischneidige oder 4seitige. Manchmal (wie bei den Riccien) unterscheidet sie sich gar nicht einmal von den benachbarten Zellen. Die Verzweigung der Thalluse erfolgt bei allen Lebermoosen an der Spitze dichotomisch.

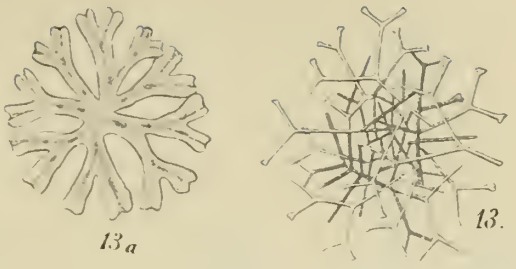


Fig. 57. **Riccia fluitans**, 13) Wasserform, 13a) Strandform. (Nach Velen.)

Diese Dichotomie nimmt jedoch — namentlich bei den beblätterten Gattungen — infolge des stärkeren Wachstums des einen Gabelzweiges die scheinbare Gestalt eines Monopodiums an (Lepidozia, Trichocolea und anderen). Die frondosen Lager halten durchweg die regelmässige, dichotomische Teilung ein (Marchantia, Fegatella, Grimaldia, Preissia u. a.). Das Nachwachsen erfolgt in regelmässigen Perioden (wenigstens bei unseren Formen), infolge dessen bemerken wir z. B. bei *Fegatella* den Jahrgängen entsprechend regelmässige Absätze an dem Thallus. So z. B. ist das dargestellte Exemplar (Fig. 58) dreijährig; in *a*, *b*, *c* sehen wir die Glieder dreier auf einander folgender Jahre.

Die frondosen Lager sind mehrschichtig oder in der Mitte mehr-, an den Rändern wenigschichtig.

Die Antheridien und Archegonien sind bei den frondosen Lebermoosen an den mannigfaltigsten Stellen des Lagers eingefügt. Es gibt ein- und zweihäusige Arten. Eine eigentümliche Erscheinung sind die Fruchtstände bei der Gattung *Marchantia* und deren Verwandten, welche die Gestalt von gefingerten Scheiben oder Glocken haben, in denen sich dann entweder Sporogonien oder Antheridien befinden. Bei *Marchantia* z. B. (Fig. 59) sind die Sporogonscheiben langgestielt und strahlenförmig gefingert. Dieser Strahlen gibt es stets 9 oder 11 oder 13. Es ist interessant, dass diese Zahlen für die einzelnen Standorte bestimmt zu sein pflegen. Diese weib-

Fig. 58. **Fegatella conica.** Weibliche Pflanze in natürl. Grösse. Nach Velen.

Fig. 59. **Marchantia polymorpha.** 1) Weibliche, 1a) männliche Pflanze, mit vegetativen Bechern. (Original.)

lichen Scheiben tragen nun an der Unterseite die Sporogone. Die männlichen sind stumpf gelappt und tragen an der Oberseite die eingesenkten Antheridien. Beide Gebilde treten immer zwischen zwei Lappen des Lagers hervor, da sie selbst die Umwandlung eines Thalluslappens sind. Der Fruchtstandsstiel hat zwei, durch leistenförmige Ränder äusserlich gedeckte und innerlich mit Rhizoiden — gleichsam wie mit Härchen — ausgelegte Kanälchen! Dieselben dienen zur raschen Wasserbeförderung in die Scheibe. Bezüglich der näheren Angaben in dieser Beziehung verweise ich auf mein Werk: »Lebermoose Böhmens«. Schon bei den frondosen Lebermoosen können wir hie und da eine Differenzierung des Thallus in einen oberen, grünen (oberirdischen) und einen unteren, unterirdischen, nicht grünen, verfolgen. Der erstere fungiert als Stämmchen, der andere als unterirdisches Rhizom. So sehen wir nach Goebel bei *Aneura bogotensis*, wo kein morphologischer Unterschied zwischen dem oberen und unteren Thallusteil vorhanden ist, dass der untere sich schon in ein Rhizom zu verwandeln beginnt. Noch mehr tritt dieser Unterschied bei *Blyttia decipiens* und *Haplomitrium Hookeri* hervor, wo sowohl das Rhizom als auch das oberirdische beblätterte Stämmchen bereits als scharf gesonderte Organe differenziert sind. Bei den foliosen Lebermoosen endlich ist nicht nur das Rhizom, sondern auch der beblätterte Stämmchenteil häufig vorhanden (*Plagiochila* u. a.).

Es ist von Interesse zu beobachten, wie bei den frondosen Lebermoosen im Thallus die Mittelachse oder Rippe und der seitliche, blattförmige Teil sich differenziert. Die Lager der Marchantiaceen, Riceiaceen und vieler anderer Gattungen sind der ganzen Breite nach mehrschichtig, manchmal ist der Mittelnerv oder die Rippe überhaupt von dem übrigen Thallusteile gar nicht gesondert; anderwärts äussert er sich lediglich nur als Streifen, welcher mehr Schichten hat als die Seitenteile. Es gibt dann Gattungen, wo bei einigen Arten die Zellschichten den Rändern zu allmählich abnehmen (Mörekia norvegica, Pellia), während bei anderen die

Mittelrippe als mehrzellige Achse von den seitlichen, einschichtigen Flügeln scharf gesondert ist (Mörckia Flotowiana, Metzgeria). Das ist eigentlich der erste Anfang der Differenzierung des Thallus in ein Stämmchen und in Blätter.

Endlich haben wir die bemerkenswerten und interessanten Gattungen der frondosen Lebermoose: *Blasia*, *Fossombronia*, *Symphyogyne*, wo der bandförmige Thallus nicht nur in eine Achse und in einschichtige Flügel differenziert ist, sondern auch diese Flügel durch seitliche Einschnitte in zwei Reihen regelmässiger Lappen geteilt sind.

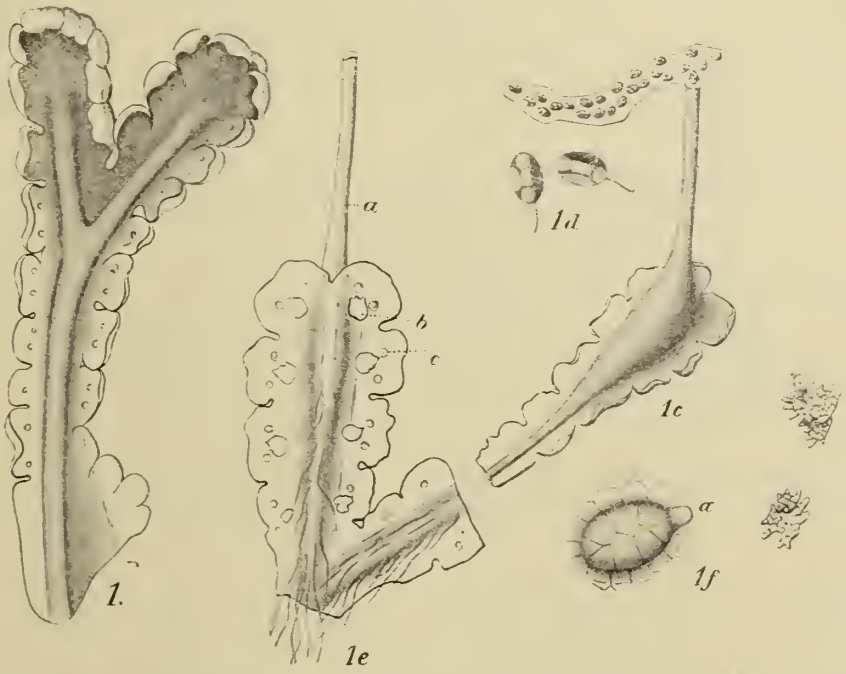


Fig. 60. **Blasia pusilla.** 1) Steriler Thallus, mit gelapptem Rande, 1e) Thallusstück, oben in ein flaschenförmiges Gebilde (a) auslaufend, c) Nostoc-Nester, b) häutige Schüppchen unter jedem Lappen, 1c) aus der flaschenförmigen Thallusverlängerung treten Brutkörper heraus, 1d) Brutkörper, 1f) Nostoc-Nest, a) Schleimhaar, rechts grüne, von der Thallusoberfläche abfallende Schüppchen. (Nach Velen.)

Bei den foliosen Lebermoosen ist durchweg ein scharf differenziertes Stämmchen mit Seitenblättchen vorhanden, welche abwechselnd in zwei bis drei Reihen auf dem Stämmchen sitzen. Am häufigsten pflegen zwei Reihen oberer, grösserer und eine Reihe kleinerer, unterer, an das Substrat angedrückter Blättchen entwickelt zu sein, welch' letztere sich zumeist durch ihre Form von den oberen unterscheiden. Seltener kommen zwei Reihen gleichgeformter Blättchen vor, wo dann die untere, dritte Reihe gänzlich fehlt (*Radula*, *Plagiochila* u. a.).

Drei ungleiche Reihen von Blättchen entwickeln sich regelmässig dann, wenn das Stämmchen mehr oder weniger schief oder wagrecht ist.

Dort, wo sie aufrecht stehen, sind die Blättchen in drei Reihen nach Form und Grösse gleich *(Jungermannia setiformis, J. julacea, Calobryum, Haplomitrium)*. Bei *Calypogeia Trichomanis* sind die unteren Blättchen kleiner, aber auf aufrechten, die Brutkörperchen tragenden Stämmchen, in drei Reihen gestellt und gleich gross. *Haplomitrium* besitzt nach Schiffner gar spiralartig geordnete Blätter. Auch bei aufrechten, aber zweireihig beblätterten Stämmchen *(Sarcoscyphus, Scapania)* sind die Blättchen in beiden Reihen gleich entwickelt. Ja bei der Gattung *Scapania*, wo das Blatt in zwei Lappen geteilt ist, welche zwei Reihen grösserer und zwei Reihen kleinerer Blättchen nachahmen, sind diese Lappen ungleich gross, wenn das Stämmchen wagrecht wächst, aber gleich gross, wenn das Stämmchen aufrecht steht. Wir sehen also, dass diese Dorsiventralität, wie bei den Phanerogamen, durch den Einfluss des Geotropismus bewirkt wird.

Nachdem wir nun wissen, wie das beblätterte Stämmchen der Lebermoose entstanden ist, und erfahren haben, dass nur infolge des Geotropismus die dritte Blättchenreihe an dem Stämmchen verkümmert, müssen wir noch einem wichtigen Umstande unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Die unteren Blättchen der dritten Reihe werden von den bryologischen Monographen (Schiffner u. a.) mit dem Namen Amphigastrien bezeichnet. Auf den laubartigen Lagern der Gattungen *Marchantia*, *Reboulia* u. a. befinden sich kleine zarte Schüppchen, welche abseits von der Hauptrippe stehen und eine oder mehrere Reihen bilden. Diese Schüppchen finden wir auch unter dem Thallus der Gattung *Blasia* (Fig. 60) und zwar seitwärts der Rippe unter jedem Blattlappen. Diese Schüppchen nennt Schiffner (Englers Pflanzenfamilien) ebenfalls Amphigastrien. Bei den foliosen Jungermanniaceen sind die unteren Blättchen nur verkümmerte Blättchen der dritten Reihe, demnach den übrigen Blättchen gleich und sitzen dieselben auch immer auf dem Stämmchen oder auf der Rippe. Bei den Marchantien sind es aber nur Trichomauswüchse auf dem Thallus und sitzen sie neben der Rippe und zwar in verschiedenen Reihen! Bei der Gattung *Blasia* schliesslich, wo wir sehen, wie sich die Blättchen allmählich aus dem Lager ausschneiden, sind diese Schüppchen unter den Blattlappen gestellt. Hier würde also ein Blatt unter dem anderen sitzen, wenn sie einander morphologisch gleichwertig sein sollten. Ausserdem entstehen die Unterblätter der Jungermanniaceen nach Goebel und Leitgeb durch Segmentation der dreiseitigen Scheitelzelle, wobei die, das Unterblatt segmentierende Seite kleiner ist als die zwei übrigen, wenn die Unterblätter kleiner als die anderen sind. Die Schüppchen der *Blasia* und *Marchantia* entstehen aber als Auswüchse auf der Oberfläche des fertigen Thallus.

Aus all' diesen Umständen geht klar hervor, dass der morphologische Wert der Unterblätter der Jungermanniaceen, dann der Schüppchen der Marchantiaceen, sowie aller frondosen

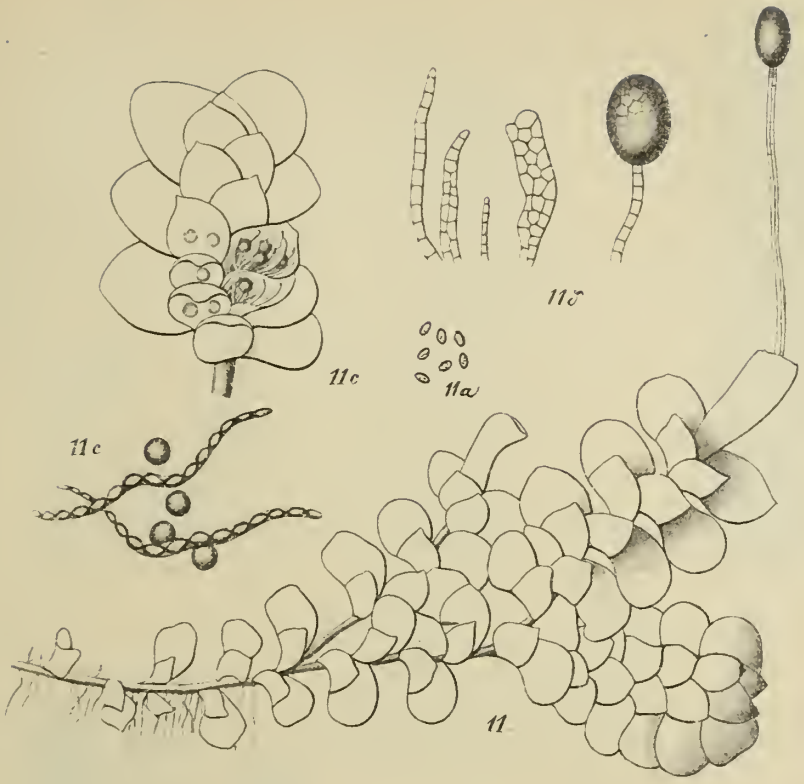


Fig. 61. Scapania nemorosa, 11) Habitusbild, wenig vergr., 11a) Brutkörperchen, 11c) Ästchen mit Antheridien, 11d) Antheridium und Paraphysen, 11e) Elateren und Sporen. (Nach Velen.)

Lebermoose sehr verschieden ist und dass sie mit dem gemeinschaftlichen Namen »Amphigastrien« nicht bezeichnet werden können. Deshalb haben wir für die foliosen Lebermoose die Bezeichnung »Unterblätter« und für die frondosen Lebermoose die Bezeichnung »Schüppchen« eingeführt.

Übrigens sind auch Fälle bekannt, wo die Schüppchen bei den frondosen Lebermoosen allmählich in Haare übergehen, wodurch ihr Wert am besten charakteriesirt erscheint.*)

Dieselbe morphologische Bedeutung haben auch die Schüppchen auf der Oberseite des bandförmigen Lagers der Gattungen *Mörckia* und *Blyttia*. Dieselben sitzen zwar in zwei Reihen auf der Rippe, sie haben

*) Es ist erstaunlich, dass Goebel, obzwar er die Entstehung der Blätter bei den foliosen Lebermoosen gut beschrieben und auch die Wesenheit der Unterblätter derselben begriffen hat, dennoch (Organographie II., 261) sagt, dass man die Schüppchen der frondosen Lebermoose als Blätter, ein andersmal dieselben als schuppenartige Auswüchse ansehen kann. Eine solche Auslegung ist Confusion, aber keineswegs eine Morphologie.

jedoch dieselbe Bedeutung, wie bei der Gattung *Metzgeria*, wo ähnliche Schüppchen die Antheridien und Archegonien auf der Unterseite der Rippe umhüllen. Bei allen diesen drei Gattungen haben die erwähnten Trichomschüppchen die Funktion von Hüllen der Geschlechtsorgane. Über ihre Bedeutung bei den Marchantiaceen werden wir weiter unten sprechen.

Die Blattform der foliosen Lebermoose ist sehr mannigfaltig und trägt nicht selten zu sehr zierlicher Gestaltung der ganzen Pflanze bei. Oft ist sie ganzrandig, eiförmig oder elliptisch etc. (Calypogeia, Plagiochila, Jungermannia lanceolata, J. pumila u. s. w.). Sehr oft sind die Blätter durch einen Winkel in zwei Zipfel ausgeschnitten (Lophocolea, Cephalozia, Jungermannia ventricosa) oder auch in mehrere Zipfel geteilt (Lepidozia). Bei den Gattungen *Ptilidium* und *Trichocolea* sind die Blätter in lange, haarförmige Abschnitte zerschlitzt, so dass die Pflanze makroskopisch wie mit einem Filz überzogen erscheint. Bei der letztgenannten Gattung bilden sich am Stämmchen sogar ausser den Blättern auch noch haarige Auswüchse (hier Paraphyllien genannt), welche den Hüllfilz noch dichter machen. Dieser Filz dient wie ein Schwamm zum Aufsaugen des Wassers, weshalb die *Trichocolea* auch keine Rhizoide besitzt.

Bei den Lebermoosen ist ausserdem die Blattform der Gattung *Scapania* (Fig. 61) verbreitet, eine Form, wo sich das Blatt in zwei Lappen teilt, von denen der eine sich auf die obere und der andere auf die untere Stammseite stellt, so dass das Stämmchen vierreihig beblättert aussieht. Bei den Gattungen *Scapania* und *Diplophyllum* fällt der grössere Lappen herunter, der kleinere auf die Oberseite des Stämmchens; bei der Gattung *Radula* ist dies umgekehrt. Bei der Gattung *Madotheca* ist der Unterlappen von dem Oberlappen bis zur Basis abgeteilt. Eine bemerkenswerte Form hat dieser Lappen bei der Gattung *Frullania* (siehe Fig. 62). Hier hat sich derselbe in ein kappenförmig hohles Gebilde umgeändert, welches frei auf einem kurzen Stielchen auf der Stammunterseite neben einem grossen, runden Blatte sitzt. Dieses sonderbare Gebilde dient zum längeren Festhalten des Wassers (die Frullania ist eine xerophile Pflanze). In den kappenförmigen Höhlungen halten sich gern Algen, ja auch kleinere Tiere auf. Zwischen der Kappe und dem Blatte kann man noch ein kleines Blättchen bemerken (Fig. 62b), ein stipuläres Gebilde (stylus auriculae), welches ebenfalls als Abschnitt zu dem grossen Blatte gehört.

Auch die Blätter der Gattung *Colurolejeunia* sind an der Spitze in einen helmförmigen Schlauch verwandelt und in deren Mündung sogar mit einer eigenartigen Klappe versehen, so dass Tiere, welche in die Höhlung eindringen, nicht mehr herausgelangen können. Es wurde deshalb auch die Vermutung ausgesprochen, dass es sich da um Tierfallen handle und dass die betreffenden Lebermoose auf dieselbe Art wie die Sarracenien zu den fleischfressenden Pflanzen angehören.

Auch die Heterophyllie kann man bei den Lebermoosen verfolgen. Ein Beispiel bietet in dieser Beziehung die in den Wäldern ge-

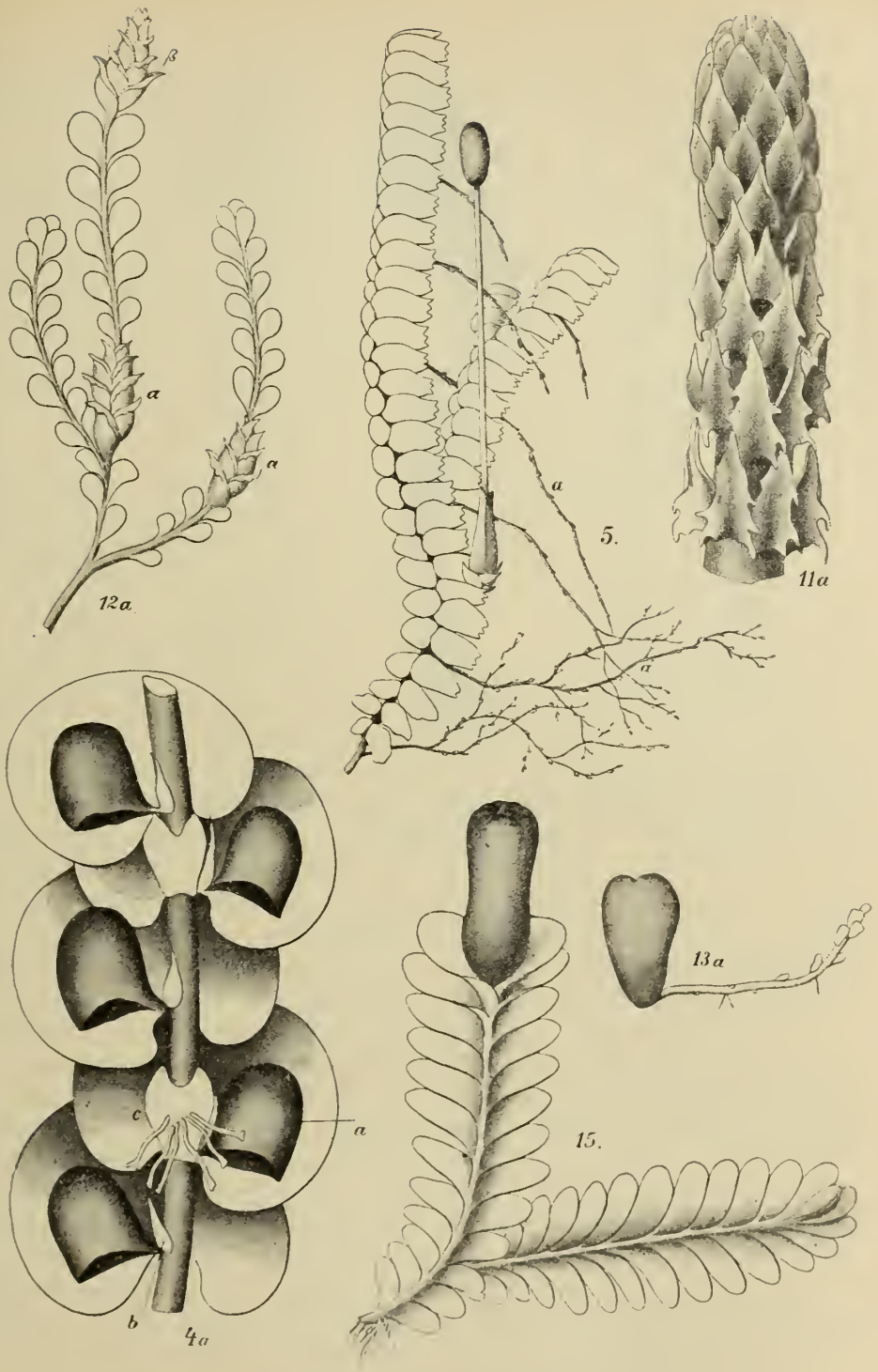


Fig. 62. Beispiele der Lebermoose: 5) **Mastigobryum trilobatum**, a) kleinblättrige Ausläufer; 4a) **Frullania dilatata**, a) kappenförmige Blattlappen, c Unterblatt, b) Stylus auriculae; 11a) **Jungermannia setiformis**, vergr. Ästchen; 12a) **Plagiochila asplenioides**, männliche Pflanze, α) vorjährige, β) diesjährige Blüte; 13a) **Jung. inflata**, keimender Kelch; 15) **Jung. lanceolata**, wenig vergr. (Nach Velen.)

Fig. 63. Calobryum Blumii, weibliche Pflanze. (Nach Goebel.)

Fig. 64. Riella gallica, schwach vergr. (Nach Trabut.)

meine *Lophocolea heterophylla*, welche fast ganzrandige, rundliche, aber auf den kriechenden Ausläufern in zwei Zähne ausgerandete Blätter besitzt. Eine bedeutende Differenzierung der Stämmchenblätter erfährt auch die exotische Art *Calobryum Blumii* (Fig. 63) mit eiförmigen, quer inserierten Blättchen in 3 Reihen, die Antheridien und Archegonien sind am Stammende von grossen Blättern umhüllt, so dass dann hier eine ganze Blüte auf die Weise, wie bei den Laubmoosen (Polytrichum) entsteht.

Die Blätter sind am Stämmchen meistenteils schief angeheftet, was bereits aus der dorsiventralen Lage des Stämmchens auf dem Substrat hervorgeht. Nur an den vertikalen Stämmchen sind sie hie und da quer eingefügt. Die Unterblätter sind stets quer inseriert, weil sie die dritte Reihe an der Stammunterseite zwischen beiden Reihen der übrigen Blätter bilden. Wenn sie sich decken, so erfolgt dies bei einigen Gattungen durch Deckung der Ränder von oben nach unten oder umgekehrt.

Eigentümliche und sonderbare Blätter hat das im Wasser lebende Lebermoos *Riella* (Fig. 64). Hier fliessen die Blätter so einander, dass sie eine laubartige Leiste bilden, welche sich spiralig um das Stämmchen windet. Am Rande der Leiste sitzen kleine Blättchen. Goebel, Schiffner und Trabut geben zwar Erläuterungen über diesen Gegenstand, aber es ist mir aus denselben denn doch nicht klar, welche morphologische Bedeutung diese Leiste hat. Die Pflanze selbst im lebenden Zustande zu untersuchen hatte ich leider nicht die Gelegenheit; es scheint mir aber, dass es sich hier nur um einen bandförmigen Thallus, wie bei anderen Lebermoosen handelt, nur mit dem Unterschiede, dass er spiralig gedreht ist; die kleinen Blättchen sind dann wieder nur Trichomauswüchse.

Die Blätter der frondosen Lebermoose sind durchweg einschichtig. Spaltöffnungen, Epidermis und andere Gewebe findet man nicht vor. Die Assimilation, Atmung und Verdunstung erfolgt hier offenbar mit der

ganzen Blattoberfläche. Bei den Marchantiaccen und Ricciaccen haben sich Atmungsorgane deshalb gebildet, weil deren Thallus dick, aus mehreren Zellschichten gebildet ist.

Bei der Gattung *Diplophyllum* allein zieht sich durch die Mitte des Blattlappens ein Streifen verlängerten Gewebes, so dass ein Mittelnerv entsteht, wodurch diese Gattung an die Blätter der Laubmoose erinnert.

Ein wichtiges und bei allen Lebermoosen verbreitetes Gebilde ist der sogenannte Kelch (calyx, perianthium, colcsula). Er hat meistens eine becherförmige, schlauchartige, kugelige, walzenförmige Gestalt von gewöhnlich zarthäutiger Consistenz. Seine Mündung ist entweder ganz abgestutzt oder wimperig. Seine biologische Aufgabe ist die Umhüllung und der Schutz des jungen Sporogons. Er findet sich schon bei den frondosen Lebermoosen vor, so in Gestalt einer Tasche bei der Gattung *Fellia*, in Gestalt eines Kragens bei der Gattung *Fossombronia*. Vollkommen ist er ausgebildet bei der Gattung *Marchantia* (Fig. 52). Bei den foliosen Lebermoosen dient er als hauptsächlichster systematischer Leitfaden.

Über die morphologische Bedeutung dieses Kelches sind die Angaben der Bryologen verworren. So sagt Schiffner (in Englers Pflanzenfamilien S. 23, 45, 69), dass bei den Marchantiaceen und frondosen Lebermoosen der Kelch blos ein Auswuchs unter dem Sporogon, bei den foliosen Lebermoosen dagegen ein Zusammenfluss von drei Stengelblättern ist, weil dies von Leitgeb auf Grund der Entwickelung bewiesen worden sei. Wenn wir die Kelche der *Marchantien*, der frondosen und foliosen Lebermoose vergleichen, so finden wir, dass sie sich in jeder Beziehung ähnlich, ja gleich sind. Ich kann daher nicht begreifen, warum sie bei den foliosen Lebermoosen etwas anderes bedeuten sollten, als bei den frondosen. Die Entwickelungsgeschichte kann uns hier überhaupt nichts beweisen.

Nur der Umstand würde für die Erklärung Leitgebs sprechen, dass bei einigen Lebermoosen (*Cephalozia*) der Kelch scharf dreikantig ist. Allein neben diesen Kelchen kommen sofort auch solche vor, welche sechskantig und bei einigen Gattungen vollkommen rund erscheinen.

Ja, die sogenannte Blatthülle (involucrum, perichaetium) setzt sich bei den foliosen Lebermoosen tatsächlich aus veränderten Stengelblättern zusammen. Bei der Gattung *Pellia* (Fig. 55) sehen wir deutlich, dass der Kelch ein Auswuchs aus dem Thallus unter dem Sporogon ist. Die Vegetationsbecher der Gattung *Marchantia* welche die Brutknospen enhalten, sind im Wesentlichen. von gleicher morphologischer Bedeutung. Wenn bei den foliosen Lebermoosen der Kelch drei verwachsenen Blättern entsprechen würde, müssten wir wenigstens bei irgend einer Gattung einen solchen Fall erwarten, wo es ersichtlich wäre, wie der Kelch in 3 Blätter übergeht. Aber ein solcher normaler oder abnormaler Fall ist nicht bekannt.

Eine andere Bedeutung hat allerdings die röhrenförmige Hülle um die Basis des Sporogons bei den Gattungen *Metzgeria* und *Aneura* (Fig. 65). Hier vereinigt sich die Haube (calyptra) mit der fleischigen und überwallten

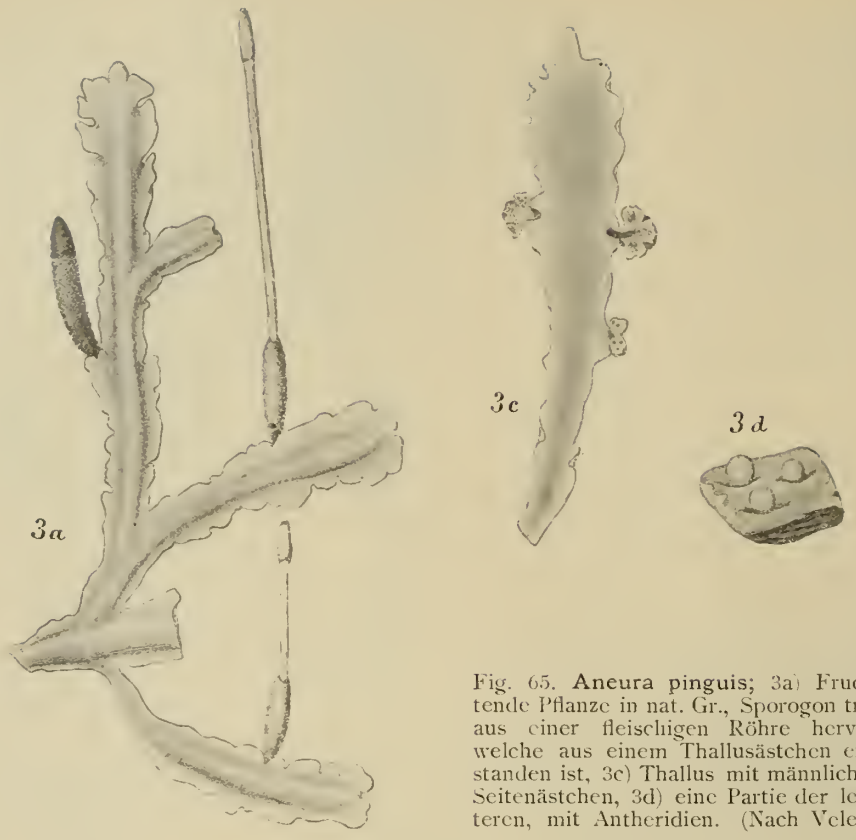


Fig. 65. **Aneura pinguis**; 3a) Fruchtende Pflanze in nat. Gr., Sporogon tritt aus einer fleischigen Röhre hervor, welche aus einem Thallusästchen entstanden ist, 3c) Thallus mit männlichen Seitenästchen, 3d) eine Partie der letzteren, mit Antheridien. (Nach Velen.)

Basis des Thallus, weshalb sie an der Oberfläche ebenso behaart ist, wie der Thallus rings um das Röhrchen. Bei *Aneura* ist es eigentlich die Umbildung des mittleren Lappens, welche in der Regel in dem Ausschnitte zweier Lappen erscheint, infolge dessen entsteht das Sporogon tatsächlich stets zwischen zwei solchen Lappen.

Bei der Gattung *Alicularia* (Fig. 66) verwächst der Kelch mit den Involucralblättern zu einem fleischigen Becher, aus dessen Boden das Sporogon aufwächst. So wenigstens legen die Bryologen den Becher der *Alicularia* aus. Uns jedoch scheint folgende Erklärung die natürlichere: Der Becher der *Alicularia* ist ein durch Wucherung vergrösserter und hoch emporgewachsener Achsenteil, welchem die Blätter und der Kelch aufsitzen. Ein solches Überwallen der Archegonien und Antheridien ist unter den Lebermoosen überhaupt vorkommend. Bei der Gattung *Blasia* z. B. haben wir denselben Fall.

Eigentümliche knollenartige Receptacula bilden unter dem Sporogon die Gattungen *Trichocolea* und *Calypogeia*. Es sind dies länglichen Knöllchen ähnliche Gebilde; bei der erstgenannten Gattung sind sie auch wie die Knollen in die Erde versenkt. Sie sind fleischig, äusserlich behaart

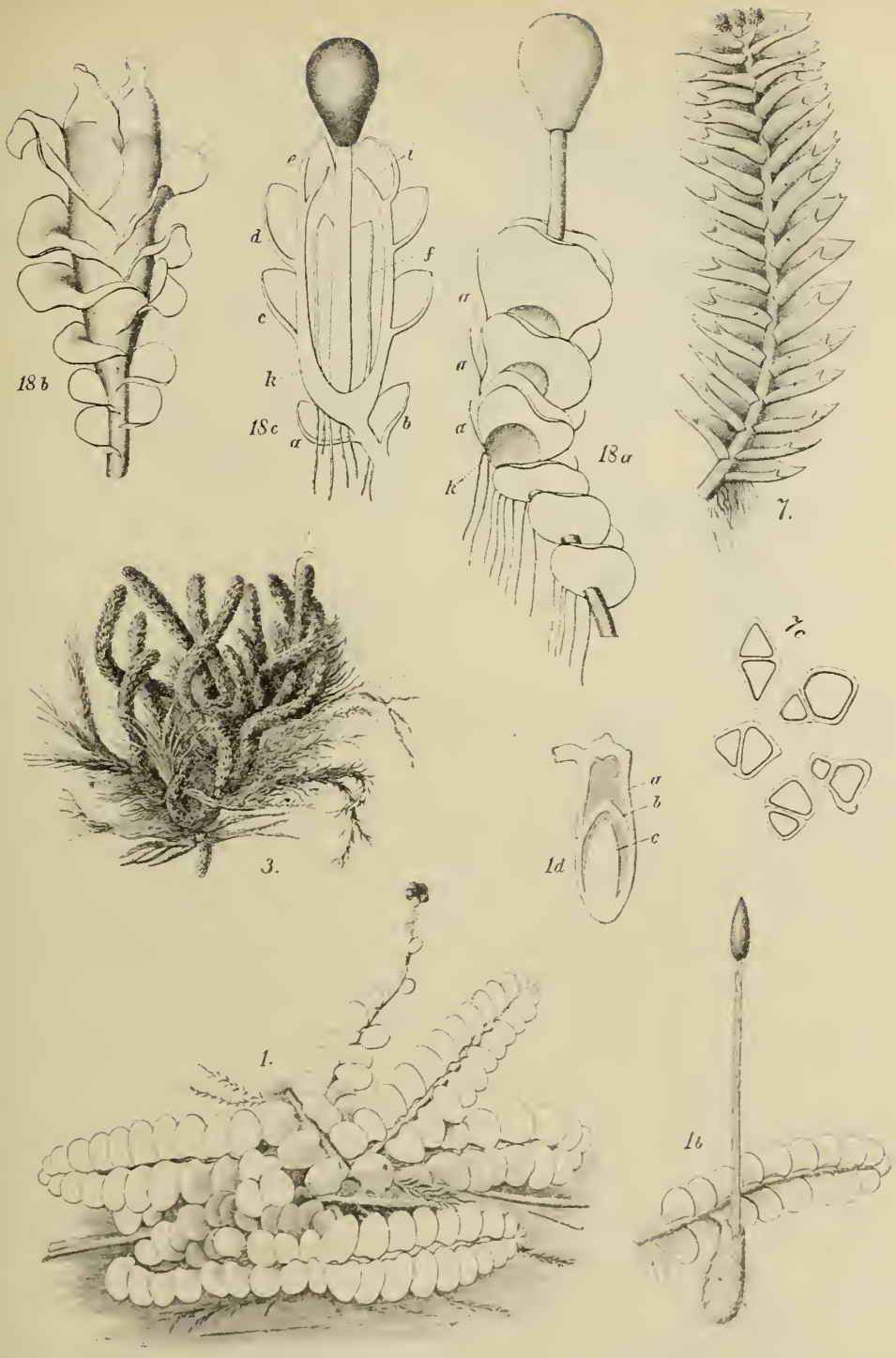
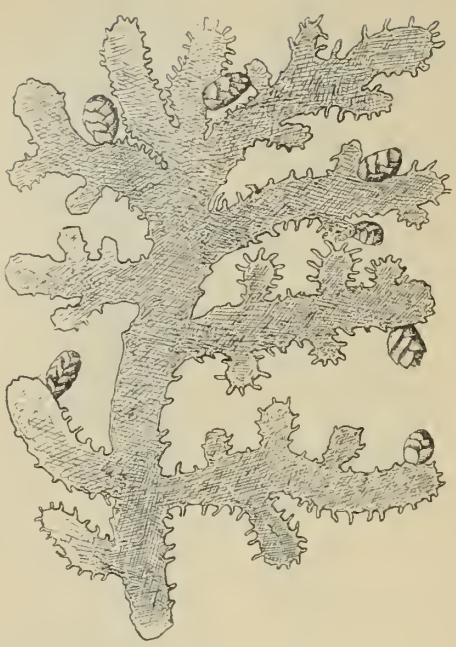


Fig. 66. Beispiele der Lebermoose: 1) **Calypogeia Trichomanis,** sterile Pflanze mit Brutkörpern, 1b) Fruchtzweig, 1d) Durchschnitt durch das flaschenförm. Fruchtgebilde, b) Calyptra, c) junges Sporogon; 3) **Jungerman. setiformis,** wenig. vergr.; 7) **J. exsectaeformis,** sterile Pflanze mit Zellkörpern, 7c) diese vergr.; 18a) **Alicularia scalaris,** a) Unterblätter, k) fleischiger Becher, 18b) ein Becher, vergr., 18c) derselbe im Durchschnitt, a, b, c, d, e) Blätter, i) Kelch, f) Calyptra (Nach Velen.)



Figur 67. Lejeunia Metzgeriopsis. Thallusartiges Lebermoos mit beblätterten Geschlechtsährchen. (Nach Goebel.)

und bei *Calypogeia* (Fig. 66) in der Jugend am Ende Hüllblättchen tragend. Es ist dies gleichfalls eine aufgedunsene Achse, welche die Archegonien trägt, die dann in der Höhlung des sie umwachsenden Receptaculums Platz nehmen.

Sehr sonderbare Lebermoose sind die tropischen Gattungen *Metzgeriopsis* (Fig. 67) und *Protocephalozia* (Fig. 68). Beide gehören zu den foliosen Lebermoosen, aber Blätter entwickeln sie blos auf den männlichen und weiblichen Kurztrieben, welche also eher die Gestalt von Blattknospen annehmen, die bei der erstgenannten Gattung am Rande des flachen, blattartigen, unregelmässig geteilten und am Rande gewimperten Protonemas, bei der anderen auf dem wie bei den Laubmoosen nur aus einfach gegliederten Fäden zusammengesetzten Protonema sitzen. Die *Protocephalozia* erinnert deshalb lebhaft an das Laubmoos *Ephemerum*. Beide genannten Lebermoosgattungen entwickeln demnach, wie die Laubmoose ein Protonema, wodurch sie sich von allen anderen Lebermoosen unterscheiden. Dieses Protonema ist in gewisser Beziehung eine Erinnerung an die Zellkryptogamen, insbesondere an die Algen. Als einen flachen Thallus der frondosen Lebermoose kann man es nicht ansehen, weil einem solchen Thallus die beblätterten Zweige entsprechen, welche hier auf dem Protonema sitzen und die Geschlechtsorgane tragen.

Die Verzweigung der Lebermoose erfolgt, wie schon oben bemerkt worden ist, streng dichotomisch. Besonders tritt diese Dichotomie bei den frondosen Gattungen hervor. Bei den foliosen Lebermoosen ist im Wesentlichen überall auch die Dichotomie entwickelt, wie dies auch von Leitgeb zugegeben wird; aber es gibt eine ganze Reihe von Gattungen, wo infolge des ungleichen Wachstums der beiden Gabeläste ein scheinbares Monopodium entsteht. Solche Gattungen sind z. B. *Lepidozia*, *Trichocolea*, *Lepidolaena*, *Bryopteris*, *Lepicolea* u. a.

Neben der dichotomischen Verzweigung kommt bei den Lebermoosen auch die seitliche Verzweigung vor. Über diese Verzweigung sind die Angaben der Bryologen ebenfalls nicht einig. Leitgeb weiss auf Grundlage der anatomischen Entwickelung allerdings nichts von der axil-

Fig. 68. **Protocephalozia ephemeroides** Spr. Männliche Pflanze, a) beblätterte männl. Sprosse, b) weibliche Pflanze. (Nach Spruce.)

lären Orientation, aber seine entwickelungsgeschichtlichen Erörterungen können wir als für die Morphologie bedeutungslos gänzlich bei Seite lassen. Schiffner (l. c.) sagt an einem Orte, dass bei den Lebermoosen die Verzweigung aus der Achsel nirgends vorkommt (S. 66), an einer anderen Stelle (S. 67) aber bemerkt er wieder, dass bei einigen Gattungen (Bazzania = Mastigobryum) Seitenzweige in streng akropetaler Ordnung nur an den Bauchsegmenten entstehen. Und hier fügt er noch die Bemerkung hinzu, dass solche Seitenzweige hier immer regelmässig aus den Achseln der unteren Blätter herauswachsen!

Wir können mit vollster Bestimmtheit konstatieren, dass bei einer ganzen Reihe von Gattungen Seitenzweige immer regelmässig in den Achseln der Unterblätter sich entwickeln. Die flagellenartigen Ausläufer der Gattung *Mastigobryum* kommen durchwegs aus den Achseln der Unterblätter hervor. Die männlichen und weiblichen Ährchen der Gattung *Lepidozia* bilden sich ebenfalls in der Achsel der Unterblätter. Und auch aus den Achseln dieser Blätter können sterile Zweige aufspriessen. Die weiblichen Blüten der Gattung *Geocalyx* wachsen aus den Achseln der unteren Blätter heraus. Das Gleiche ist der Fall bei den männlichen und weiblichen Blüten der Gattung *Calypogeia*. Hier entspringen ebenfalls die sterilen Zweige aus den Achseln der Unterblätter. In den Achseln der Unterblätter von *Harpanthus Flotowianus* kommen regelmässig Knospen vor, welche zu neuen Zweigen aufwachsen können, oder sie fallen ab und keimen dann zu neuen Pflänzchen auf*). Die *Scapanien* verzweigen sich

*) Limpricht (Fl. v. Schles. p. 307) hat in dieser Beziehung unrichtige Angaben. (Siehe mein Werk: »Lebermoose Böhmens« II. p. 7).

entweder am Ende der Zweige, gewöhnlich unter dem Kelche, oder an dem unteren Teile des Stämmchens, immer aus den Blattachseln. Das sind nur einige wenige Beispiele an unseren heimischen Lebermoosen. An exotischem Material würde man gewiss noch weitere Belege auffinden.

Die Seitenzweige und Seitenknospen der foliosen Lebermoose fasst Schiffner bald als normale, bald als adventive auf. Wann aber die eine oder die andere von diesen Kategorieen Platz greifen soll, geht aus seinen Erörterungen nicht mit Klarheit hervor. Eigentümlich ist es, dass nach Schiffner die erwähnten Seitenzweige endogen entstehen. Dieser Umstand kann aber keineswegs für ihre Adventivität sprechen, weil auch normale, fruchtende Zweige auf dieselbe Weise entstehen (Lophocolea). Wenn es überhaupt zulässig wäre, bei den Lebermoosen von Adventivknospen zu sprechen, so könnten wir als solche Knospen nur jene bezeichnen, welche nach Leitgeb und Schiffner an beliebigen Stellen der Blätter einiger Arten der Gattungen *Lophocolea* und *Plagiochila* entstehen.

Aus dem Gesagten ist es nun klar, dass bei den Lebermoosen neben der dichotomischen auch eine regelmässige (normale) Seitenverzweigung aus den Blattachseln stattfindet. Diese Erscheinung ist aber bedeutsam, denn wir wissen, dass bei den Phanerogamen und Laubmoosen blos die axilläre und monopodiale Verzweigung, während bei den Gefässkryptogamen ausschliesslich die Dichotomie vorhanden ist. Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass die Lebermoose ein Pflanzentypus sind, bei welchem die Verzweigungsart noch nicht constant geworden ist. Und so wie wir bei den Gattungen *Metzgeriopsis* und *Protocephalozia* eine Reminiscenz an das Protonema der Laubmoose gesehen haben, ebenso erblicken wir in den Achselzweigen Erinnerungen an das Laubmoosstämmchen. Beides, sowie die Abwechslung der frondosen und foliosen Lager bei gleich vollkommen entwickeltem Sporogon bestätigt uns neuerdings das bereits so vielmal bei den Algen konstatierte Faktum, dass im Reiche der niedrigeren Kryptogamen überall eine morphologische Unstabilität zu erblicken ist, was dem Begriffe der phylogenetischen Entwickelung des Pflanzenreiches im Allgemeinen entspricht.

In jedem Falle sind wir jedoch weit entfernt davon, aus diesen Fakten Stammbäume zu konstruieren, nach welchen z. B. die monopodialen Phanerogamen von den monopodialen Laubmoosen und die dichotomen Gefässkryptogamen von den dichotomen Lebermoosen abgeleitet werden sollten. Die Vorfahren dieser beiden Pflanzenstämme waren einmal in der Verzweigungsweise gewiss ebensowenig stabilisiert, wie es die jetzigen Lebermoose und Algen sind. Ob sie den Laubmoosen oder den Algen ähnlicher waren, wissen wir nicht und wir werden es aus der Palaeontologie wohl kaum je erfahren.

Wir haben schon vorher erwähnt, dass bei *Plagiochila* auseinanderlaufende, wurzelstockartige, unterirdische Achsen vorkommen. Solche unter-

irdische rhizomartige Gebilde sind aber bei verschiedenen foliosen Lebermoosen in noch höherem Masse entwickelt und haben dieselbe morphologische und biologische Bedeutung, wie die Ausläufer der Phanerogamen, da sie der vegetativen Artvermehrung auf dem Standorte dienstbar sind. *Jungermannia Binderi* Vel. und *Jungermannia julacea* z. B. bilden ganz dünne, mit winzigen Blättchen besetzte fadenförmige Ausläufer, welche den Humus nach allen Richtungen hin durchflechten. Ähnliche Ausläufer bei der Gattung *Haplomitrium* sind überhaupt blattlos, was höchstwahrscheinlich von der vollkommenen Verkümmerung der Blättchen an diesen Ausläufern herrührt.

Fig. 69. **Radula complanata.** (Nach Velen.)

Wir haben schon erwähnt, dass die Rhizoide der Lebermoose einzellig (ungegliedert) sind und an verschiedenen Stellen des Thallus herauswachsen, gewöhnlich an der Unterseite des Letzteren und zwar entweder aus dem Stämmchen oder aus der ganzen Fläche des frondosen Lagers (Riccia, Marchantia). Am Stämmchen sitzen sie der ganzen Länge nach oder nur in Büscheln unter der Unterblattsbasis (Calypogeia, Chiloscyphus, Lejeunia). Bei der Gattung *Radula* (Fig. 69) wachsen sie in Büscheln aus dem Unterlappen und bei der Gattung *Frullania* aus den Unterblättern heraus. Bei der Gattung *Lejeunia* sind sie behufs leichteren Anhaftens an den Gegenständen, auf welchen das Pflänzchen hinkriecht, am Ende fingerförmig geteilt. Sie verrichten hier also denselben Dienst, wie die Ranken der Weinrebe. Die Lejeunien haften auch an ganz glatten Flächen, ja in den Tropen sogar auf glatten Baumblättern. Dieselbe Funktion haben die Haare des Thallus bei der Gattung *Metzgeria*. Diese Härchen haben Ähnlichkeit mit steifen, aufrechten Rhizoiden und überall dort, wo sie das Substrat berühren, verbreitern sie sich am Ende in eine anhaftende gefingerte Tafel. Interessant ist es, dass die Rhizoide der Gattung *Fossombronia* durchweg violett gefärbt sind. *Jungermannia hyalina* und *J. obovata* haben rote Rhizoide.

Neben den Rhizoiden sind zumeist an der Unterseite des frondosen Thallus zarte, flache einschichtige Schüppchen entwickelt, von denen wir auch schon Erwähnung getan haben. Bei der Gattung *Reboulia* stehen sie

(Fig 70) in zwei Reihen längs der Mittelrippe, bei *Marchantia polymorpha* bilden sie ein ganzes System von auseinaderlaufenden Reihen. Hier sind sie zugleich durch die Streifen dichter Rhizoide verbunden, so dass durch dieselben das Wasser rasch eingesaugt und durch den ganzen Thallus geleitet werden kann — ja es wird durch den oben schon beschriebenen Kanal bis in den scheibenförmigen Fruchtträger zugeführt. Hier haben also die Schüppchen eine Bewässerungsaufgabe. Bei den Gattungen *Fegatella* und *Marchantia* beschützt ausserdem je ein grosses Schüppchen den terminalen Vegetationsgipfel im Ausschnitte des Thallus (Fig. 71). Bei der Gattung *Ricciocarpus* umwandeln sich dieselben zum Schwimmapparate (siehe S. 99).

Die Spreuschuppen am Stiele des Fruchtträgers unter dem Schilde bei den Gattungen *Reboulia*, *Grimaldia*, *Duvallia* u. a. sind blos veränderte,

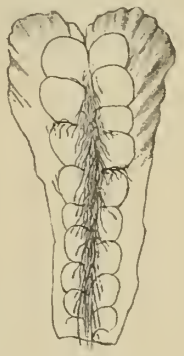


Fig. 70. **Reboulia hemisphaerica.** Thallusstück mit häutigen Schuppen auf der Unterseite. (Nach Vel.)

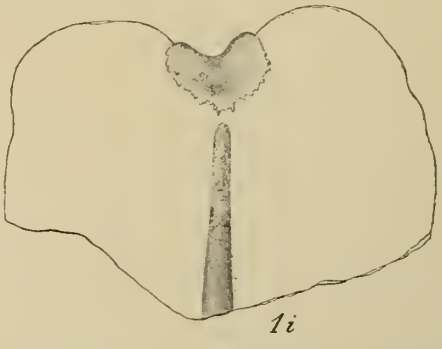


Fig. 71. **Marchantia polymorpha.** Thallustück, auf welchem eine Schuppe den Vegetationspunkt deckt. (Nach Velen.)

vorher beschriebene Schüppchen und so wie diese, von trichomartiger Beschaffenheit. Alle erinnern morphologisch und biologisch auffallend an die Spreuschuppen der Farne.

Eine eigentümliche Erscheinung bei den Lebermoosen sind die kleinen Trichomauswüchse, die sogenannten Schleim- oder Keulenhaare. Sie sind nur einzellig und tragen am Ende eine keulenförmige, zarte Zelle, welche viel Schleim absondert. Sie stehen in verschiedener Anzahl um die zarten Vegetationsgipfel (Metzgeria u. a.). Durch den ausgeschiedenen Schleim schützen sie die Scheitelzelle. Bei der *Marchantia polymorpha* sind sie in grosser Anzahl am Boden der Becher befestigt, in welchen sich die Vermehrungsknospen bilden. Sie scheiden hier eine Fülle von Schleim aus, welcher dann die Körperchen aus dem Becher herausdrückt. Bei *Blasia pusilla* haben sie wieder eine andere Funktion. Hier bilden sich unter jedem Thalluslappen zwei kleine Vertiefungen, welche sich durch Umwachsung der benachbarten Zellen in ausgebauchte

Kellerchen verwandeln (schon mit freiem Auge als zwei dunkle Punkte erkennbar), welche an der Seite mit einer kleinen Öffnung versehen sind (Fig. 60). Vor der Öffnung und der Höhlung sitzt eine Schleimpapille. Durch den aus diesen Papillen ausgeschiedenen Schleim füllt sich die Höhlung und in denselben kriechen Kolonieen der Alge *Nostoc*, welche so im Convivium mit der Blasia leben.

Fig. 72. **Jungermannia inflata.** (Nach Velen.)

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose ist sehr mannigfaltig und für manche Arten wichtig, weil sie nicht selten völlig steril zu sein pflegen, indem sie weder Blüten noch Sporogone entwickeln. Manche von ihnen bilden zwar Archegonien und Antheridien, die jedoch nicht bis zu der Entwickelung von Sporogonen gelangen. So fruktifizieren bei uns nur selten die Arten: *Blasia pusilla* (Fig. 60), *Metzgeria furcata, Pellia Neesiana, Lunularia cruciata, Jungermannia exsectaeformis, J. ventricosa* (Fig. 72), *J. gracilis, J. setiformis, Calypogeia Trichomanis.*

Bei *Lophocolea minor* und *Metzgeria pubescens* sind Sporogone bisher überhaupt noch niemals gefunden worden. Auch von *Jungermannia orcadensis* waren fruchtende Exemplare nicht bekannt, erst im Jahre 1894 gelang es mir, sie vollkommen fruktifizierend im Böhmerwalde zu finden (Siehe »Lebermoose B.« I. pag. 19).

Hier gilt nun die allgemeine Regel, dass Arten, welche keine Sporogone hervorbringen, in der Regel als Ersatz hiefür irgend eine Art von ungeschlechtlicher Vermehrung besitzen. Diese Regel gilt übrigens auch für die Laubmoose und alle Phanerogamen. Die Lebensbestrebung, das Geschlecht für die Zukunft zu erhalten, ist ebenso mächtig im Pflanzen- wie im Tierreiche.

Bei den Lebermoosen gibt es gerade so wie bei den Laubmoosen weder Zoosporen noch Gonidien, deren Stelle an den verschiedensten Stellen der Pflanze zum Vorschein kommende Zellkörper einnehmen. Diese Körper sind ein- oder mehrzellig und von verschiedener Gestalt. Hiezu einige Beispiele:

Blasia pusilla hat zur Reifezeit in sterilem Zustande in der Achse eine längliche Höhlung, welche in einen langen, engen Hals ausläuft. In dieser Höhlung bilden sich gestielte Zellkörper, die zuletzt durch den, aus den Schleimhaaren in der Höhlung ausgeschiedenen Schleim herausgedrückt werden (Fig. 60). Ausserdem wachsen an der Oberfläche der Thalluslappen (hauptsächlich im Sommer, wo sich die flaschenförmigen

Fig. 73. **Ptilidium ciliare.** (Nach Velen.)

Höhlungen nicht bilden) grüne, lappige, gezähnte, vielzellige Schuppen, welche leicht abfallen und zu einer neuen Pflanze aufkeimen. Die Blasia hat also eine zweifache Art der ungeschlechtlichen Vermehrung.

Sehr häufig kommt eine Bildung von kleinen (mikroskopischen) 1—2 zelligen Körperchen vor, welche als grüner, roter oder brauner Staub an verschiedenen Stellen der Blätter erscheinen. So hat z. B. *Scapania nemorosa* (Fig. 61) an den Spitzen der oberen Lappen eine dunkle, aus einer Menge von einzelligen, überaus kleinen Körperchen gebildete Warze. Diese blattbürtigen Zellkörper sind bei anderen Scapanien zweizellig und

Fig. 74. **Lejeunia serpyllifolia.** a) Der das Sporogon einschliessende Kelch. b) Sporogon mit Elateren aus dem Kelche hervortretend, c) männliche Knospe. (Nach Velen.)

verschiedenartig ausgebildet, so dass sich darnach auch die Arten leicht unterscheiden lassen (siehe meine »Lebermoose Böhmens« I.) Bei *Jungermannia incisa* bilden die Brutkörper grüne Kügelchen an den Blattlappen. *J. ventricosa* (Fig. 74 a) ist spezifisch immer leicht an den grünen Kügelchen (mit Brutkörpern) an den Enden beider Blattzipfel erkennbar. *J. orcadensis* hat ihre Brutkörper in roten Häufchen am Rande der am Stämmchenende situierten Blätter. *J. Binderi* besitzt am Ende des Stämmchens ein ganzes Köpfchen grünlicher Körperchen. *J. gracilis* treibt aus den niederliegenden Zweigen besondere aufrechte Ästchen, welche an den verkleinerten Blättern eine Menge von Brutkörpern tragen. Auch *Calypogeia* treibt im sterilen Zustande aus den niederliegenden Zweigen aufrechte Ästchen mit kleinen, gleichförmigen Blättern, welche am Ende gehäuft sind und ein grünes Köpfchen mit Brutkörpern hervorbringen (Fig. 66). Die Blätter der *Lophocolea minor* sehen infolge des fortwährenden Abfallens der staubförmigen Körperchen wie ausgenagt aus. Eigentümlich in dieser Beziehung ist die kleine Art *Jungermannia caespiticia*. Dieselbe bildet eine ganze, in den Endblättern

wie in einer Hülle verborgene Kugel grüner Zellkörper. Diese Erscheinung hat für die genannte Art spezifische Bedeutung*).

Eine merkwürdige und bisher nirgends angeführte Einrichtung hat *Jungermannia inflata*. Dieses ziemlich zarte Lebermoos lebt an Wasserufern, in Gräben und Sümpfen und fruktifiziert nur selten. Die Blüten entwickeln sich zwar häufig, ebenso auch der birnförmige, einer Blase ähnliche Kelch, allein die Archegonien verkümmern im Kelche. Zur Reifezeit brechen die Kelche ab und werden dann vom Wasser als schwimmende Bläschen weithin in die Nachbarschaft fortgeschwemmt. Wo sich ein solches Bläschen festsetzt, dort spriessen aus dessen Basis sofort Rhizoide hervor und wächst ein steriles Ästchen auf, wodurch ein neues Individuum des Lebermooses entsteht (Fig. 62, 72).

Eine andere Einrichtung hat *Pellia calycina*. Dieselbe treibt im Herbste aus dem Thallus eine Menge von dünnen, gabelförmig geteilten Zweigen, welche leicht brüchig sind und wohin sie geraten, zu einer neuen Pflanze aufkeimen. Der Habitus der sterilen Herbstpflanze dieser Art ist dadurch ungewöhnlich.

Metzgeria furcata bildet am Umfange und am Ende des Thallus kleine Zweige oder Knospen, welche leicht abfallen und neuerdings zu neuen Lagern aufwachsen.

Eine bemerkenswerte Einrichtung zu ungeschlechtlicher Vermehrung hat die gemeine *Marchantia polymorpha*. In den bereits oben beschriebenen Bechern an dem Mittelstreifen auf der Thallusoberfläche wachsen zierliche Becher (Fig. 59), an deren Boden aus dem oberflächlichen Gewebe eine Menge von Brutknospen auf kurzen Stielchen aufspriessen. Diese Brutknospen sind vielzellig linsenförmig-viereckig, mit zwei gegenständigen Einschnitten (quer zum Stiele). In dem Einschnitte befindet sich die durch die Schleimhaare geschützte Zelle des Vegetationsgipfels. Unterhalb und zwischen den Brutknospen sitzen im Becher die Keulenhaare, welche eine Menge von Schleim absondern. Schliesslich werden durch den letzteren die Brutknospen aus dem Becher herausgedrückt und nachdem sie sich an einem passenden Substrate festgesetzt haben, keimen sie zu einer neuen Pflanze auf. Gewöhnlich tragen nur die sterilen, nicht aber auch die fruktifizierenden Pflanzen vegetative Becher, was ganz natürlich ist.

Ähnliche Brutknospen entwickelt auch *Lunularia cruciata*, welche in unseren Gärten und Parkanlagen verwildert und öfters in grosser Menge den nackten Boden überzieht (sie stammt aus Südeuropa).**) Bei uns gelangt

*) Limpricht (Fl. von Schles.) macht von dieser Erscheinung eine richtige Erwähnung; ich habe dieselbe ebenfalls regelmässig beobachtet. Es ist verwunderlich, dass sie von anderen Bryologen nicht beschrieben wird.

**) Die Gattung *Lunularia* gehört in die nahe Verwandtschaft der Gattung *Marchantia*, von welcher sie sich lediglich durch die Verkümmerung des Schildes an dem Fruchtträgerstiel unterscheidet. Limpricht stellt sie mit Unrecht in eine selbständige Familie.

Fig. 74a. Beispiele der Lebermoose: 2) **Lepidozia reptans**, 2a) vergrössert, von unten; 3) **Chiloscyphus polyanthus**, wenig vergr.; 7) **Cephalozia multiflora**, stärker vergr.; 9) **Jungerman. ventricosa**, mit Zellkörpern, 9a) diese vergr. (Nach Velen.)

sie niemals zur Fruchtbildung, weshalb sie sich nur durch die beschriebenen Brutknospen vermehrt. Diese sitzen in den halbmondförmigen Bechern, welche regelmässig unter den Thallusausschnitten sich vorfinden.

Die Regenerationsfähigkeit bei den Lebermoosen geht schliesslich so weit, dass aus jedem abgebrochenen Stückchen des Lagers oder Stämmchens, ja auch aus den Bruchstücken der Blätter neue Lager oder Stämmchen hervorkommen können. Versuche in dieser Richtung haben namentlich Vöchting, Schostakowitsch und Frl. Berkovcova gemacht, denen zufolge auch die kleinsten Gewebepartieen aus beliebiger Partie des Lagers in neue Individua aufkeimen. Diese künstlichen Versuche bestätigen am besten, wie in der Natur die Lebermoospflanze auf vegetativem Wege ihr Dasein zu versichern vermag.

Die Lebermoose sind gewöhnlich Gesellschafter der Laubmoose in schattigen, feuchten Wäldern, nur wenige von ihnen sind Xerophyten auf trockenen Standorten. Auch was die Grösse anbelangt, halten sie gleichen Schritt mit den Laubmoosen. Zu den grössten gehören manche Arten der Gattungen *Plagiochila*, *Scapania*, *Sarcoscyphus*, zu den kleinsten einige Arten der Gattung *Lejeunia*, so z. B. bildet *L. minutissima* unbedeutende, gelblich-grüne Flecken in den Rissen der Baumrinde alter Erlen oder Nadelhölzer. Die frondosen Lebermoose allerdings bilden an feuchten und sumpfigen Standorten ganze Überzüge und Polster. Die Riccien wachsen zumeist isoliert, ihr Thallus ist angedrückt, sternförmig, von der Grösse einer kleinen Münze. Nur *Riccia minima* bildet Sternchen, welche wie kleine Flecken aussehen.

b) Laubmoose (Musci).

Aus der Moosspore keimt zuerst das fadenförmige Protonema (Fig. 74 b) und auf diesem entwickeln sich Knospen, welche dem definitiven, beblätterten, die Geschlechtsorgane (Antheridien und Archegonien) tragenden Stämmchen die Entstehung verleihen.

Bei den Lebermoosen ist das Protonema (wenn wir von der Ausnahme bei der Gattung Protocephalozia absehen) nicht entwickelt, während es bei den Laubmoosen zum allgemeinen Charakter gehört. Am häufigsten verzweigt es sich vielfach in einfach gegliederte Fäden, welche das Substrat als grüner (bei Mnium punctatum brauner) Überzug von beträchtlichen Dimensionen überziehen. Das Aufwachsen erfolgt durch eine nach hinten zu neue Zellen segmentierende Scheitelzelle. Die Verzweigung geschieht aber wo immer unregelmässig in der Weise, dass irgend eine Zelle sich zu einer neuen Seitenzelle auswölbt, welche dann wie die Scheitelzelle arbeitet. Die Querwände in den Hauptzweigen des Protonemas sind durchweg schief. Auf den dünnen Ausläufern pflegen sie auch vertikal zu sein (siehe z. B. die Abbildung der Schistostega).

Da die Scheitelzelle des Laubmoosstämmchens ihre Zellen auf ähnliche Weise, nur dichter, segmentiert, entstand bei einigen Autoren (Sachs, Müller-Thurgau) die geradezu widersinnige Vermutung, dass das Protonema nur ein verlängertes, blattloses Stämmchen sei, welches allmählich in ein vertikales beblättertes Stämmchen übergeht. Dieser Ansicht widerspricht die ganze Morphologie des Protonemas, insbesondere aber der Umstand, dass die Verzweigung des Protonemas der regelmässigen Verzweigung des Stämmchens nicht entspricht und dass auch auf den Stämmchen, ja sogar auf den Blättern ein fädiges Protonema nicht selten zum Vorschein kommt.

Das Protonema dringt mit seinen Zweigen auch in das Substrat ein, wo es dann sofort das Chlorophyll verliert und sich so direkt in Rhizoide verwandelt. Zwischen dem Protonema und den Rhizoiden

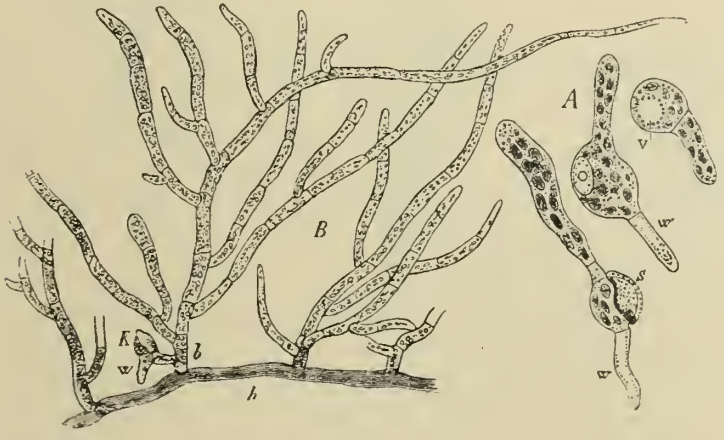


Fig. 74b. **Funaria hygrometrica.** A) Keimende Sporen, s) Exosporium, B) entwickeltes Protonema; K) Stämmchenknospe, w) Wurzelhaar. (Nach Sachs.)

ist daher bei den Laubmoosen kein morphologischer Unterschied. Nur die Funktion beider ist verschieden.

Die Verzweigung des Protonemas ist, wie bereits bemerkt wurde, ganz unregelmässig. Das einzige Beispiel einer gewissen Regelmässigkeit in dieser Beziehung führt Goebel bei der javanischen Art *Ephemeropsis tjibodensis* (welche übrigens in fruchtendem Zustande nicht bekannt ist) an, wo an den verlängerten Zweigen in ziemlich regelmässigen Entfernungen kurze, dicht gabelig geteilte Ästchen entspringen. Abgesehen von diesem, bisher ohnehin nicht genügend bekannten Falle, zeigt sich uns das Protonema als ein ganz unregelmässig gegliederter Thallus der Zellkryptogamen. Es ist dies das erste, eine Rückbildung zu den Algen darstellende Stadium.

Das Protonema der Gattung *Sphagnum* (Fig. 75) und *Andreaea* weicht bedeutend von dem Protonema der übrigen Laubmoose ab. Das Protonema der erstgenannten Gattung ist makroskopisch, flach, laubartig, grün, frei auf dem Substrate ausgebreitet, am Rande lappig und hier ver-

Fig. 75. **Sphagnum cymbifolium.** Laubartiges Protonema mit junger Pflanze. (Nach Maout.)

mittels der Rhizoide hie und da an dem Substrat befestigt. Es lebt fast das ganze Jahr über auf dem Standort. An seinem Rande bilden sich kleine Knospen, welche dann zu einem vertikalen, beblätterten Stämmchen emporwachsen..

Ein ähnlicher Vorgang findet bei der Gattung *Andreaea* (Fig. 76) statt, der sämtlich an Felsen wachsende Moose angehören. Hier erfolgt die erste Teilung des Zellinhalts schon in der noch nicht aufgesprungenen Spore. Die sodann keimende Spore wächst zu einem flachen, laubartigen, sehr unregelmässig lappigen und geteilten Protonema auf, welches mittels fädiger Ausläufer am Rande am Felsen haftet. Hier sehen wir gut, dass das flache, vielzellige Protonema allmählich in die einfach gegliederten Fäden des gewöhnlichen Protonemas übergeht. An den laubartigen Vorkeimen der Andreaeen kommen manchmal auch bäumchenförmige Auswüchse oder blattartige Lappen vor, welche zur intensiveren Assimilation dienen.

Das flache Protonema der Gattungen *Sphagnum* und *Andreaea* erinnert uns lebhaft an das Prothallium der Farne. Einige Autoren (so in neuerer Zeit C. Müller in Englers Pflanzenfamilien) sagt, dass dieses Protonema und das Prothallium der Farne homologe Gebilde seien. Das ist nun aber eine unrichtige Ansicht, denn das Prothallium der Farne trägt die Geschlechtsorgane, und anatomisch, sowie durch die Rhizoide, steht es auf derselben Stufe, wie der Thallus der Gattungen *Blasia, Fossombronia* u. a. Dieser Thallus differenziert sich durch Segmentation in eine Achse und Blätter. Das Protonema der Gattung *Sphagnum* jedoch differenziert sich in Achse und Blätter nicht und ist ein atavistisches Organ, welches den Algenlagern, ebenso wie das fädige Protonema den fädigen Algen gleichkommt. Es ist dies dasselbe vorläufige Stadium, wie das Chantransia-Stadium bei der Gattung *Batrachospermum* oder bei vielen anderen Rot- und Braunalgen.

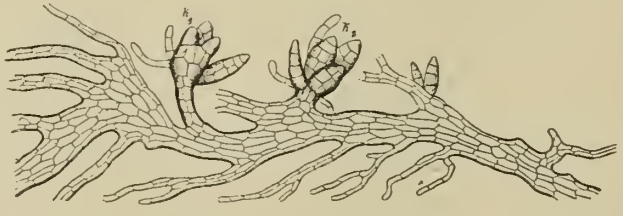


Fig. 76. **Andreaea petrophila.** Flaches Protonema mit jungen Knospen (k1, k2). (Nach Berggren — Engler Famil.)

Deshalb müssen wir bei den Laubmoosen eigentlich drei Generationen und keineswegsblos zwei, nämlich: das Protonema, das beblätterte Stämmchen und das Sporogonium unterscheiden.

Schon Hofmeister hat die morphologische Bedeutung des Protonemas der Laubmoose und des Prothalliums der Farne wohl unterschieden und deshalb die Bezeichnung »Prothallium« blos für die Farne und Gefässkryptogamen überhaupt beibehalten.

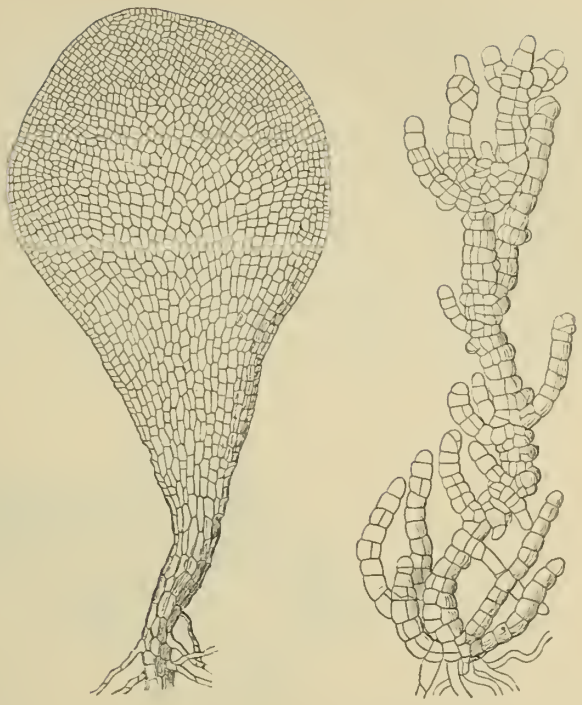


Fig. 77. **Tetraphis pellucida.** Laubartiges (links), strauchartiges Protonema (rechts). (Nach C. Müller und Correns.)

Unsere Vergleichung des Protonemas der Laubmoose mit dem Chantransia-Stadium der Gattung *Batrachospermum* wird auch durch den Umstand bestätigt, dass das Protonema sich durch Zerfallen in einzelne Teilchen oder durch Produktion von Zellkörpern, welche abzufallen und in ein neues Protonema aufzukeimen vermögen, selbst vermehren kann.

Unser bekanntes Laubmoos *Tetraphis pellucida* (Fig. 77) entwickelt an dem Protonema gestielte, flache Blättchen, welche vom morphologischen Standpunkte allerdings als mehrzellige Bestandteile des Protonemas — etwa wie bei der Gattung Andreaea — aufgefasst werden müssen. Ausser diesen Blättchen entwickeln sich manchmal vertikale, verzweigte Protonemabäumchen, mit denen sich in neuerer Zeit Correns (Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft 1893) beschäftigt hat. Es sind dies offenbar wieder nur Organe, welche der reicheren Assimilation dienstbar sind. Ähnliche Blättchen bilden sich auch auf dem Protonema der Gattung *Tetrodontium*.

Das Protonema des in unseren Wäldern überall vorkommenden Laubmooses *Diphyscium foliosum* (Fig. 78) bedeckt zur Winterszeit ganze ausgedehnte Flächen wie ein grüner Teppich, an welchem erst später die beblätterten Pflänzchen in dichten Gruppen sich zeigen. An diesem Protonema bilden sich sonderbare, gestielten, vielzelligen Trompeten ähnliche Gebilde, die viel Chlorophyll enthalten und den Dienst von Assimilationsorganen leisten.

Schon seit langer Zeit ist das Protonema des Laubmooses *Schistostega osmundacea* berühmt, welches in den Höhlungen ziemlich feuchter, aber dem Regen nicht ausgesetzter Quarz- oder Sandsteinfelsen wächst. Die Stämmchen tragen zahlreiche, schief gegliederte, bräunliche, starke Rhizoide (Fig. 79). Aus denselben kommen seitliche dünne, dünnwandige und quer gegliederte Ausläufer mit viel Chlorophyll hervor. Diese Ausläufer können sich auch noch weiter verzweigen, bis schliesslich einige Zweige am Ende kugelige Zellen abzuschnüren beginnen, welche neuerdings weiter wachsen und neue Zellen abschnüren, bis ein ganzer Überzug dicht nebeneinandersitzender und teilweise verbundener kugeliger Zellen entsteht. Diese Zellen sind eigentlich nicht ganz kugelförmig, sondern unten ein wenig kegelförmig ausgezogen und dort blos mit grünen Chloro-

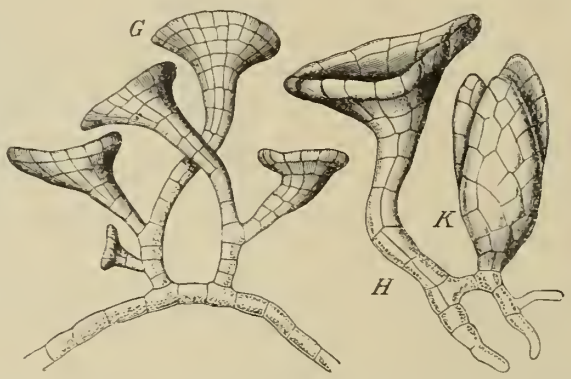


Fig. 78. Diphyscium foliosum. Trompetenartige Gebilde am Protonema, k) Knospe (Nach Berggren.)

phyllkörnern versehen. Die übrige Zellpartie oberhalb dieser Stelle ist mit einer hyalinen Flüssigkeit angefüllt und die Zelle selbst von einer dünnen, durchsichtigen Membran umgeben. Wenn nun, selbst auch nur durch eine kleinere Öffnung, in die Felshöhlung ein Lichtstrom auf das Protonema fällt, so zeigen sich die von dem Protonema gedeckten Stellen des Felsenhumus in smaragdgrünem Glanze. Die Felshöhlen in der Kieselschieferzone der Umgebung Prags im Šárkatale und bei Aunětic phosphoreszieren alle in diesem smaragdenen Lichte. Es ist bekanntlich eine durch den Bruch und den Reflex des Lichtes in den runden Zellen bewirkte optische Erscheinung.

Ich habe (ebenso wie Goebel) die Bemerkung gemacht, dass runde, phosphoreszierende Zellen sich auch ausdehnen und so neuerdings in einen Protonemafaden auswachsen können.

Ganz eigenartige Rhizoide haben die Gattungen der *Polytrichaceen*. Hier sind die einzelnen Rhizoide verflochten auf die Art eines gedrehten Strickes. Sie dienen so als feste Wurzeln der Pflanze und sind auch wie die Wurzeln von Humuspartikeln umgeben.

Interessant sind die exotischen Laubmoose *Eucamptodon Hampeanum* und *Dicnemon semicryptum,* welche in den Kapseln keine Sporen, sondern vielzellige Körper enthalten. Goebel gibt diesfalls die richtige Erklärung, dass es sich hier eigentlich um eine Viviparie handle, wie wir dieselbe bereits bei der Gattung *Pellia* unter den Lebermoosen kennen gelernt haben.

Auf dem Protonema der schon oben erwähnten Gattung *Buxbaumia* erscheinen männliche und weibliche, sehr reduzierte Pflänzchen. Das männliche besteht eigentlich blos aus einem muschelförmig zusammengewundenen Blättchen, in welchem sich das einzige Antheridium verbirgt (siehe Fig. 80, 46). Hier ist also die Achse gänzlich verschwunden und von den

Fig. 79. **Schistostega osmundacea.** Starke, braune Rhizoide, aus welchen dünne, grüne Protonemafäden hervorwachsen, die am Ende kugelige Zellen — leuchtendes Moos — abschnüren. (Original.)

Blättern ist blos eines übrig geblieben und das Protonema selbst bringt eigentlich das Antheridium hervor. Auch die weibliche Pflanze setzt sich lediglich aus einigen unbedeutenden Blättchen zusammen, welche alsbald eingehen, so dass die ganze Pflanze dann nur aus einem mächtigen Sporogon besteht.

Wie wir bereits früher erwähnt haben, stellt die *Buxbaumia* den höchstorganisierten Typus der Laubmoose im phylogenetischen Sinne dar. Die männliche Pflanze hat die Aufgabe, lediglich die Spermatozoiden hervorzubringen und deshalb verschwindet sie auch in der phylogenetischen Reihenfolge früher, als die weibliche (siehe die Prothallien bei den Hydropteriden). Übrigens ist auch in anderen Fällen die männliche Pflanze der weiblichen gegenüber unbedeutend. Wir erwähnen in dieser Beziehung die Gattung *Dicranum. D. undulatum* hat das Stämmchen in einen überaus dichten Filz eingehüllt, an dessen Fäden fast mikroskopische Antheridien

enthaltende Knöspchen — die ganze männliche Pflanze — sitzen, während die weibliche Pflanze bis über 10 cm hoch und stattlich wird. Die männlichen Pflänzchen von *Fissidens exilis* sitzen häufig als winzige Knospen auf dem weitkriechenden Protonema, während die weibliche Pflanze bedeutend grösser ist und einige Blätter trägt.

Leucobryum glaucum hat die Blattzellen zum Einsaugen von Wasser eingerichtet, wie Sphagnum, und es lebt auch in ähnlicher Weise in dichten, schwammigen Polstern. Es besitzt an den Stämmchen keine Rhizoide; dagegen bilden sich kleine Rhizoidenbüschel an den Spitzen oder an den Basen der Blätter. Und an diesen Rhizoiden entstehen kleine Knospen, welche abfallen und zu einer neuen Pflanze aufwachsen können. Oder es

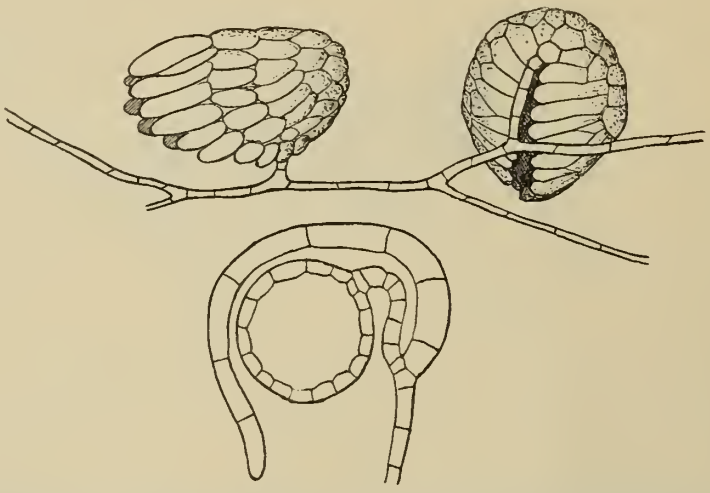


Fig. 80. **Buxbaumia indusiata.** Muschelartige Blättchen, welche aus dem Protonema hervorwachsen und ein kugeliges Antheridium umhüllen. (Nach Goebel.)

bilden sich an ihnen männliche Knospen, wie bei dem schon erwähnten Dicranum.

Das Protonema übergeht am Stämmchen häufig in einen Haar- oder Wurzelfilz, welcher das Stämmchen zwischen den Blättern umhüllt (Dicranum Mühlenbeckii, undulatum) und öfters die benachbarten Stämmchen zu einem überaus dichten, kompakten Polster verbindet. Dieser Filz dient zum Wassersaugen und so erscheint der ganze Polster als ein Saugschwamm. Ein solcher Polster (Gymnostomum rupestre) wächst als ein Ganzes regelmässig an der Oberfläche, so dass man am Bruche die Zonen der einzelnen jährlichen Zuwächse verfolgen und darnach das Alter des Polsters abschätzen kann. Auf diese Weise zeigen sich uns die Moospolster als eigenartige Pflanzenkolonieen.

Die Torfmoose haben überhaupt keine Rhizoide am Stämmchen, weil deren Funktion von den Blättern übernommen worden ist, welche

grosse schlauchartige, stets reichlich wasserführende Zellen enthalten. Das Wasser dringt in dieselben durch Öffnungen ein.

Auch die im Wasser lebenden Laubmoose (Fontinalis, Harpidia) haben keinen Wurzelfilz, weil er für sie ganz überflüssig wäre.

Das Protonema ist entweder ausdauernd oder bald nach der Aufkeimung verschwindend. Es dient teilweise als Ernährungsorgan für die kleinen Pflänzchen, teilweise als Mittel zur ausgiebigen Vermehrung des Laubmooses auf dem Standorte. Aus einer einzigen Spore kann ein Protonema aufwachsen, welches eine Fläche bis zu 1 Meter überzieht, wo dann, dicht nebeneinander, die Stämmchen emporwachsen. Deshalb wachsen die Laubmoose gesellig oder in dichten Polstern. Bei den Gattungen *Ephemerum* (Fig. 4, Taf. I.) und *Sporledera*, sowie einigen anderen verwandten Gattungen verbringt das Laubmoos sein ganzes Leben nur in der Gestalt eines grünen Protonemas, welches weit- und breithin den Boden bekleidet. Auf diesem Protonema kommen die Moospflanzen nur einzeln als winzige Knospen mit wenigen, unbedeutenden Blättchen zum Vorschein. In diesen Knospen bildet sich sodann die verhältnismässig grosse runde Kapsel. Nach Reifwerdung der Kapsel stirbt die Knospe ab, das Protonema lebt aber weiter und es scheint, dass es sogar perenniert. Auch bei vielen (sogenannt) einjährigen Laubmoosen ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Protonema den Sommer über sich in die Erde verkriecht und perenniert, um in der nächsten Wintersperiode von neuem an der Oberfläche aufzutauchen und einer neuen Moosgeneration das Dasein zu verleihen.

Aus all' dem sehen wir, dass dem Laubmoosprotonema viele und sehr wichtige Lebensfunktionen zugewiesen sind und dass es kein blosses phylogenetisches Relict aus dem Algenreiche ist.

Auf dem Protonema bilden sich kleine, knotenförmige Höcker, auf denen eine Scheitelzelle entsteht, welche regelmässig nach hinten Tochterzellen zu segmentieren beginnt. Auf diese Weise entsteht die Grundlage des blatttragenden Stämmchens. Das Stämmchen wächst sonach durch eine einzige Scheitelzelle und aus den Segmenten derselben konformieren sich die Blätter. Es liegt daher an der Form der Scheitelzelle, welche Anordnung die Blätter am Stämmchen sodann erhalten. Ist diese Zelle zweiseitig, so stehen die Blätter in zwei Reihen (Fissidens, Distichium), wenn sie nach drei Seiten hin segmentiert, so stehen die Blätter in drei Reihen. Die dreiseitige Scheitelzelle kann aber auch nach anderen Anordnungen (2/5, 3/8 u. s. w.) segmentieren. Es gelten hier also ähnliche Regeln, wie bei den Phanerogamen. Manchmal kann ein und dasselbe Stämmchen zunächst mit einer drei- und dann mit einer zweiseitigen Zelle arbeiten (so die Stämmchen der Gattung Fissidens, solange sie unter der Erde sind).

Die *Schistostega* wächst vermittelst einer dreiseitigen Scheitelzelle und deshalb stehen die Blätter auf dem Stämmchen dreireihig. Auf den sterilen Stämmchen jedoch stehen die Blätter in 2 Reihen und dies noch

Fig. 81. **Mnium undulatum**. Stämmchenstück mit zwei Seitenzweigen, welche aus der Blattachsel hervortreten und an der Basis mit einem wulstenförmigen Ringe umgeben sind. (Original.)

derart, dass sie mit der Fläche vertikal emporgerichtet sind, infolge dessen das Stämmchen einem flachen Thallus ähnlich ist, welches sich durch Einschnitte in Blattlappen geteilt hat. Ja, die Blättchen sind rippenlos und an der Basis zusammenfliessend, so dass das ganze Stämmchen an manche Lebermoose erinnert, deren flacher Thallus sich in Blätter zu teilen beginnt. Es hat den Anschein, dass *Schistostega* überhaupt einen primitiven Laubmoostypus darstellt, denn auch ihr Sporogon ist sehr unvollkommen.

Die Stämmchen bleiben selten einfach, gewöhnlich verzweigen sie sich in mannigfaltiger Weise. Die Verzweigung der Stämmchen und die Anlage der Seitenknospen erfolgt bei den Laubmoosen durchweg monopodial und die Seitenzweige und Seitenknospen entstehen ausnahmslos in der Mediane in den Stämmchenblattachseln.

In dieser Beziehung habe ich ausgedehnte Studien vorgenommen und deshalb kann ich das soeben hervorgehobene Gesetz als durchaus richtig und allgemein geltend bezeichnen. Zu meinem Erstaunen finde ich in der gesamten bryologischen Literatur (siehe z. B. Englers Pflanzenfamilien, C. Müller, Goebel, Organogr. u. a.) die Angabe, dass die Seitenknospen bei den Laubmoosen an der Basis der Stämmchenblätter sich bilden und dass dortselbst auch die Seitenzweige entstehen, was aus der anatomischen Entwickelung ersichtlich sein soll, denn die Knospe wölbe sich angeblich immer als ein Ganzes mit dem ober demselben stehenden Blatte. Alle diese Autoren bauen auf entwicklungsgeschichtlichen Fakten und keiner von ihnen hat beachtet, wie die Sache in fertigem Zustande aussieht. Wir legen dementgegen darauf, auf welche Weise die Seitenknospen in der Jugend ihre Grundlage bilden, gar kein Gewicht, da wir wissen, dass die Entwickelung in der Jugend über die morphologische Bedeutung der fertigen Organe gar nichts zu entscheiden hat.

Im fertigen Zustande entstehen alle Seitenzweige und Knospen stets knapp in der Achsel und zwar in der Mediane. Gewöhnlich geschieht es, dass die Entfernung zwischen der Achsel, in welcher die Knospe sitzt, und der Basis des ober derselben sitzenden Blattes (wozu sie nach der Ent-

Fig. 82. Fissidens taxifolius (1b) wenig vergr. — F. bryoides (rechts), Stämmchenstück, auf welchem die männlichen Blüten aus den Blattachseln hervortreten; 5, 6 Blattform. (Nach Schimper.)

wickelungsgeschichte gehören soll) sehr bedeutend ist (siehe die Abbildung von Mnium undulatum, Fig. 81), so dass es Niemandem einfällt die Knospe dem oberständigen Blatte zuzuschreiben, wenn es knapp in der Achsel seines Unterblattes steht.

Die Unrichtigkeit der vornangeführten Ansicht geht auch aus dem Umstande hervor, dass das Oberblatt (zu welchem die Knospe gehören soll) bald mehr rechts, bald wieder mehr links steht, so dass die Knospe einmal auf der anodischen, ein andermal auf der katodischen Seite der Blattbasis entstehen müsste. Dass es immer entweder der katodischen oder anodischen Seite bei ein und demselben Individuum folgen würde, wie die Entwickelungsgeschichte behauptet, ist einfach unwahr. Ich selbst habe mich davon zu wiederholten Malen überzeugt. Ja, die Knospe steht häufig unter dem Rücken des Oberblattes. In allen Fällen aber steht sie in der Mediane und in der Achsel des Stützblattes. Hieraus ist evident, dass die Knospe die gesetzmässige Stellung blos zu dem Stützblatte und keineswegs zu dem oberständigen Blatte einhält. Dass das oberständige Blatt einmal mehr nach rechts und ein andermal mehr nach links zu stehen kommt, rührt von der gestörten Stellung der nächsten Blätter oder auch von dem ungleichen Wachstum des Stämmchens her.

Fig. 83. **Fontinalis antipyretica.** Stämmchenstück, am Grunde entspringt und mit dem Stämmchen zusammenwächst ein Seitenzweig. (Original.)

Dass die Seitenzweige und Knospen faktisch nur in den Blattachseln entstehen, können wir an unzähligen Beispielen sehen, wo die männlichen Blüten klein, knospenartig sind. Da sitzen diese Blüten insgesamt in den Achseln der Stützblätter (siehe z. B. *Fissidens bryoides*, Fig. 82, *Orthotrichum speciosum*, Fig. 89a und verschiedene Gattungen der *Hypnaceen* u. s. w.).

Wer sich bequem und anschaulich überzeugen will, welche Stellung die Seitenzweige an der Achse einnehmen, dem können wir die stattlichen und grossblättrigen Arten der Gattung *Mnium* und *Bryum* oder *Hypnum giganteum* empfehlen.

Manchmal geschieht es allerdings, dass die Achselknospe hoch aus der Achsel ausgeschoben ist. So geschieht es manchmal bei *Thuidium delicatulum*, wo die Verzweigung aus jedem sechsten Stämmchenblatte erfolgt, wovon der eigentümliche Habitus und die regelmässige Verzweigung der ganzen Pflanze herrührt (so auch bei anderen Laubmoosen), oder bei *Fontinalis antipyretica* (Fig. 83), wo das Seitenästchen hoch ober der Achsel sich befindet. Aber in diesem Falle, sowie in allen ähnlichen können wir genau beobachten, wie der Zweig mit ihren Spuren schön in die Mediane in der Achsel herabläuft. Sie wurde also blos durch das Wachstum der Hauptachse aus der Achsel emporgetragen, wie es übrigens oft auch bei den Phanerogamen (Gleditschia, Pterocarya) nicht selten geschieht.

Auch die abfallenden Knospen und Zwiebeln, welche der vegetativen Vermehrung einiger Moose dienlich sind, sitzen regelmässig in den Blattachseln (Webera annotina, Bryum argenteum u. a.). An bilateralen Stämmchen entgleist allerdings manchmal infolge des Geotropismus eine Achselknospe (sekundär) aus der Achsel seitwärts.

Neben dieser eben beschriebenen gesetzmässigen Verzweigung zeigt sich aber auch eine unregelmässige Verzweigung, die wir mit den Adventivknospen bei den Phanerogamen vergleichen könnten. Bei vielen Moosen kann nämlich aus jedwedem abgebrochenen Teilchen der Pflanze eine neue Knospe und Pflanze aufwachsen — also ganz auf die Art, wie bei den Phanerogamen.

Die Seitenzweige beginnen gewöhnlich mit bedeutend kleineren Blättchen, welche manchmal auch geteilt und in Wimpern zerschlitzt zu sein pflegen. So ist bei *Mnium undulatum* (Fig. 81) die ganze Basis des Zweiges von einem ziemlich starken Walle umgeben, welcher ringsum einen Wimpernkranz trägt. Die folgenden Blättchen sind dann auch zerschlitzt oder wenigstens geteilt. Infolge dessen kann hier von einer solchen Orientation der ersten Blätter am Zweige wie bei den Phanerogamen nicht gesprochen werden.

Fig. 84. **Mnium undulatum**, in nat. Gr., oben weibliche, unten männliche, rechts sterile Pflanze. (Nach Schimper.)

Die Verzweigung der Stämmchen hat einen sehr mannigfaltigen Charakter, welcher hauptsächlich mit der Lebensweise des Laubmooses oder auch mit der Stellung der männlichen und weiblichen Blüten zusammenhängt. Wenn die Sporogone die Hauptstämmchen oder Zweige abschliessen, so heissen solche Laubmoose akrokarp, wenn aber die Sporogone in den Blattachseln seitlich an den Stämmchen oder Zweigen

Fig. 85. **Thuidium tamariscinum.** Beispiel eines pleurokarpen Laubmooses. (Nach Schimper.)

sitzen, so heissen sie pleurokarp. Aber auch bei den, zu der erstgenannten Gruppe gehörigen Familieen gibt es Gattungen und Arten, welche seitlich gestellte Sporogone besitzen (Cinclidotus, Fissidens, Octodiceras u. a.)

Die akrokarpen Stämmchen pflegen häufig gabelig geteilt zu sein in der Weise, dass unter dem Sporogone zwei neue lange Zweige aufwachsen, welche abermals mit einem Sporogone enden und sich wieder ähnlich verzweigen (Grimmia, Orthotrichum, Bryum u. a.). Nicht selten wird das terminale Sporogon scheinbar dadurch seitwärts gedrückt, dass der unter

demselben aufgewachsene Zweig sich in die Verlängerung des alten Stämmchens stellt (Schistidium). Hier sind also im Wesentlichen ähnliche Verzweigungen vorhanden, wie bei den Phanerogamen.

Oft bildet ein akrokarpes Laubmoos zwei- ja auch dreierlei Stämmchen von verschiedenener Gestalt. Die Gattung *Schistostega* wurde bereits erwähnt. Die Arten der Gattung *Mnium* treiben gewöhnlich eigentümliche, kriechende, sterile Ausläufer (M. cuspidatum), welche am Ende wurzeln und einen neuen Pflanzenstock bilden können. *M. undulatum* z. B. (Fig. 84) hat die männlichen Stämmchen mit einer grossen, scheibenförmigen Blüte abgeschlossen, unter deren Basis die Seitenzweige wachsen. Schliesslich sind die sterilen Zweige langbogenförmig, einfach, am Ende wurzelnd.

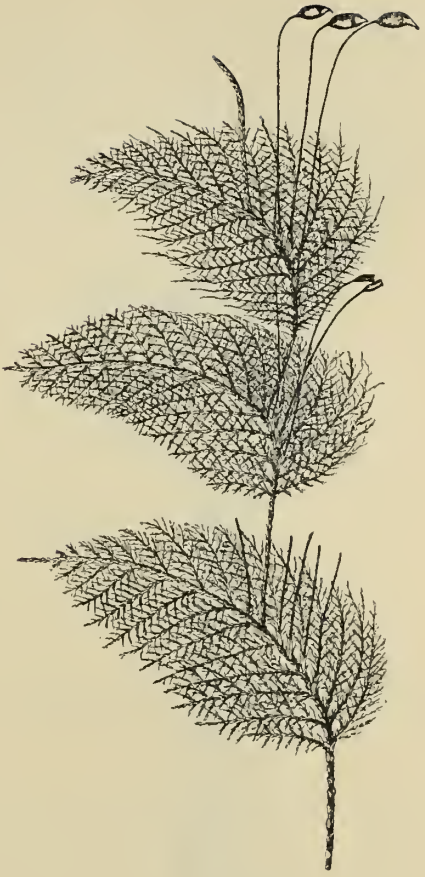


Fig. 86. **Hylocomium splendens.** (Original.)

Die pleurokarpen Stämmchen sind äusserst mannigfaltig verzweigt. Im Ganzen kann man überall eine fortwachsende Hauptachse und Seitenzweige mit beschränktem Wachstum unterscheiden. So z. B. hat *Climacium dendroides* eine Hauptachse und Seitenachsen, welche gleichsam ein Bäumchen bilden. Die Verzweigung erfolgt machmal bis zu etlichen Graden, so dass die Pflanze dadurch oft ein sehr nettes Ansehen gewinnt, namentlich dann, wenn die Orientierung in eine Ebene fällt (*Thuidium tamariscinum* (Fig. 85), *Hypnum Crista castrensis*, *Hypnum molluscum*, *Hypnum cupressiforme* u. s. w.).

Wenn das Stämmchen vertikal wächst, so breiten sich die Zweige nach allen Seiten hin aus; ist das Stämmchen aber an das Substrat anliegend oder kriechend, so stellen sich die Zweige in eine Ebene. So hat z. B. das aufrecht wachsende *Hylocomium squarrosum* allseitswendige Zweige, dessen Abart *Hylocomium subpinnatum* jedoch ist kriechend und hat zweireihige Zweige. Auch künstlich kann man aus zweireihig verzweigten Formen allseitig verzweigte aufziehen (siehe die Versuche von Němec).

Das gemeine, grosse Laubmoos *Hylocomium splendens* (Fig. 86) verzweigt sich mehrmals, so dass es ein flaches, wagrecht ausgebreitetes Laub bildet. Im nächsten Jahre wächst an der Basis dieses Laubes ein Seitenzweig, welcher anfangs aufrecht wächst, dann aber bald sich wieder ausbreitet und horizontal verzweigt, was sich auch in den folgenden Jahren wiederholt. So entstehen obereinander stehende Etagen, aus denen die Sporogone emporwachsen. So viel Etagen es gibt, so alt ist das Moos.

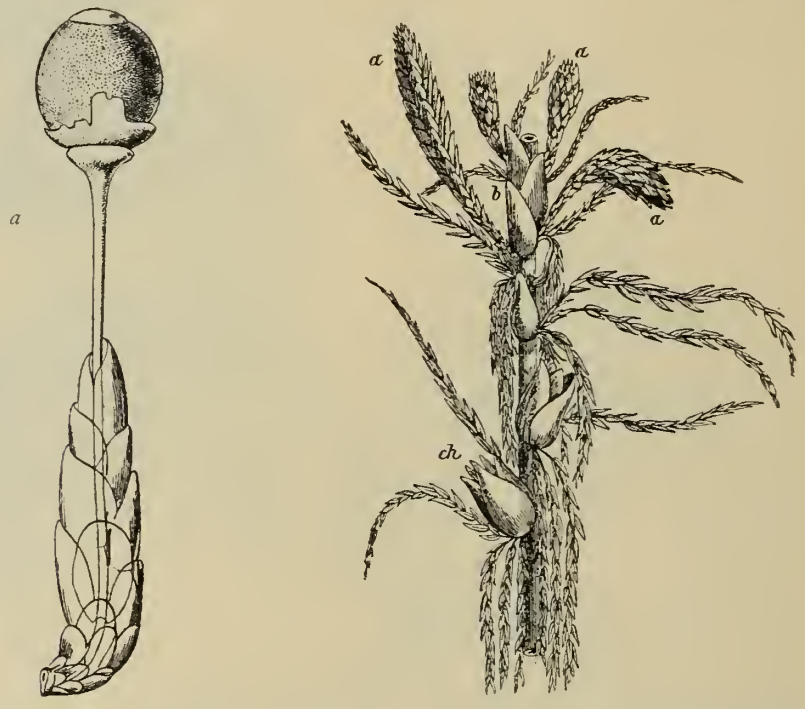


Fig. 87. **Sphagnum acutifolium**, Stammstück; a) männliche Äste, b) Stengelblätter, ch) weibliche Knospe mit Büschelzweigen. — Links eine Fruchtkapsel an der Basis mit Calyptraresten bedeckt, a) Pseudopodium. (Nach Schimper.)

Auch andere grosse Laubmoose aus der Abteilung der *Hypnaceen* bilden jährlich scharf gesonderte, gefiederte Glieder oder Absätze. So sehen wir es bei den zierlichen Arten *Hypnum Crista castrensis* oder *H. molluscum*.

Häufig ist der Hauptzweig kriechend, wie ein Rhizom, aus welchem aufrechte Stämmchen emporwachsen (Brachythecium, Eurhynchium).

Wir müssen auch noch der eigenartigen Pseudopodien Erwähnung tun, welche namentlich bei den Gattungen *Sphagnum* (Fig. 87) und *Andreaea* vorkommen. Hier ist nämlich der, das Sporogon tragende Zweig bedeutend verlängert, blattlos, so dass er die Seta nachahmt. In diesem Falle ist aber der Sporogonstiel nicht entwickelt und das Sporogon mit

dem Fusse in das aufgeschwollene Ende des Pseudopodiums eingefügt. Auch bei dem Laubmoose *Aulacomnium androgynum* (Fig. 88), welches selten fruktifiziert, bilden die Vermehrungskörper am Ende des verlängerten blattlosen Pseudopodiums eine grünliche Kugel.

Besonders die grossen Laubmoose treiben unter der Erde starke, mit winzigen, blassen Blättchen besetzte Rhizome, mittelst welcher sie an dem Standorte weithin auseinanderkriechen und so vegetativ sich ausgiebig vermehren — gerade so, wie die Phanerogamen. Beispielsweise führen wir an: *Polytrichum*, *Mnium*, *Climacium*, *Rhodobryum*, *Thamnium*.

Fig. 88. Aulacomnium androgynum. Sterile Pflanze mit Brutkörpern auf den Pseudopodien. (Nach Schimper.)

Eine ganz eigene, von allen Laubmoosen abweichende Verzweigungsart der Stämmchen hat die Gattung *Sphagnum*. Hier ist das Stämmchen lang, aufrecht, in der Regel in Gemeinschaft mit anderen zu umfangreichen Polstern vereinigt, ja ganze Torfformationen bildend. Das Stämmchen wächst durch eine Scheitelzelle, welche die Seitenblätter segmentiert. Frühzeitig gleich unter dem jungen Gipfel entstehen die Seitenzweige, welche sich sofort wieder an der Basis selbst verzweigen, so dass wir längs des ganzen Hauptstämmchens Büschel von Seitenzweigen finden. Einige Ästchen dieser Büschel sind abstehend, andere herabhängend, indem sie sich an das Stämmchen anschmiegen und so an dem Letzteren einen saugenden Überzug bilden. Die Grundlage des Büschels wird von einem Hauptzweig gebildet (das ganze Büschel ist ja an der Basis zusammenhängend), welcher sich gleich in einen Tochterzweig teilt, dieser teilt sich wiederum an der Basis u. s. w.

Manchmal kann der Seitenzweig durch die Scheitelzelle weiter wachsen und sich in ein neues Stämmchen verwandeln. Die Stämmchen tragen dann auch die männlichen oder weiblichen Organe und diese das Sporogon.

Das Büschel der Seitenzweige entsteht regelmässig neben der Insertion des Stämmchenblattes, frei aus dem Stämmchen selbst. Seine Orientierung zu irgend einem Blatte ist nirgends sichtbar. Ich konnte auch niemals ein Zweigbüschel in die Achsel irgend eines unteren Blattes herunterleiten. So haben wir bei den Torfmoosen eine von den übrigen Laubmoosen ganz abweichende Verzweigungsweise, durch die von uns schon im Jahre 1897 ausgesprochene Meinung bestätigt wird, dass die Gattung *Sphagnum*

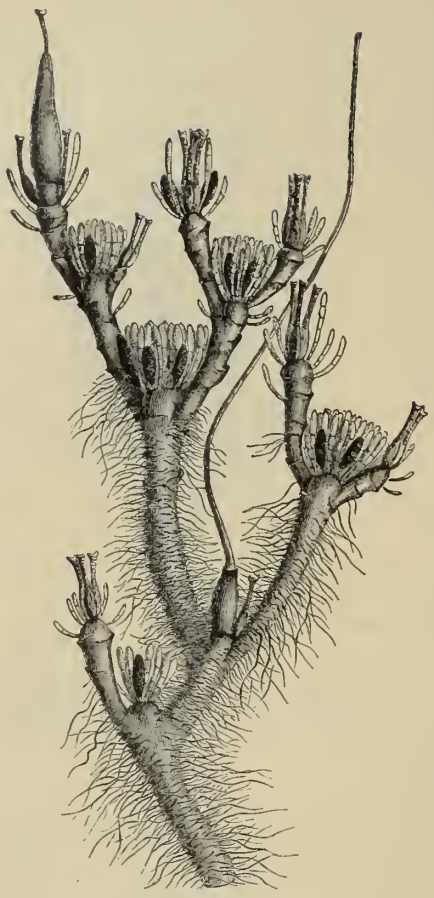


Fig. 89. **Amblyodon dealbatus.** Stämmchen nach der Beseitigung der Blätter, um die Disposition der männlichen und weiblichen Blüten zu sehen. (Nach Schimper.)

uns eigentlich einen selbständigen Archegoniatentypus im Umkreise der Muscineen darstellt und dass sie nicht einmal unter die Laubmoose eingereiht, sondern daneben gestellt werden sollte, wie die Lebermoose selbst. Die Gattung Sphagnum nimmt unter den Muscineen eine ähnlich isolierte Stellung ein, wie die Gattung *Equisetum* unter den Gefässkryptogamen.

Im Wesentlichen sind die Archegonien stets am Ende der Zweige gestellt, demnach auch die reifen Sporogone, nur mit dem Unterschiede, dass bei den pleurokarpen Laubmoosen das Archegonialästchen ganz kurz, knospenförmig, in der Achsel der Stammblätter befindlich ist. Das Sporogon ist dann an der Basis in die Blättchen der weiblichen Blüte (des verkürzten Ästchens) eingehüllt.

Die Archegonien und Antheridien sind von einer grösseren Anzahl häufig vergrösserter Blätter an den Ästchen verhüllt und eine solche Gruppe heisst in der Bryologie Blüte (Fig. 89b, 89c). Wenn sie blos Antheridien enthält, so ist sie eine männliche Blüte, wenn ihr Inhalt aus Archegonien besteht, so heisst sie weibliche Blüte. Aber häufig (wie bei *Bryum bimum*) befinden sich in der Blüte Archegonien und Antheridien beisammen. Beide sind reich von feinen Haaren (Paraphysen) durchsetzt. Die weiblichen Blüten sind in der Regel schmäler und kleiner, also weniger auffallend, während die männlichen grösser, kugelig oder scheibenförmig zu sein pflegen. So besitzen grosse, auffallende Blüten die Gattungen: *Mnium*, *Philonotis*, *Polytrichum* u. a.

Es geschieht selten, dass die Antheridien einzeln zwischen den Blättern oder in den Blattachseln sitzen. Das *Sphagnum* hat eigentlich keine männlichen Blüten, weil es hier nur die cylindrischen beblätterten männlichen Zweige sind, welche zwischen den Blättern auseinandergestellte, langgestielte Antheridien tragen. *Fissidens bryoides* var. *gymnandrus* hat in

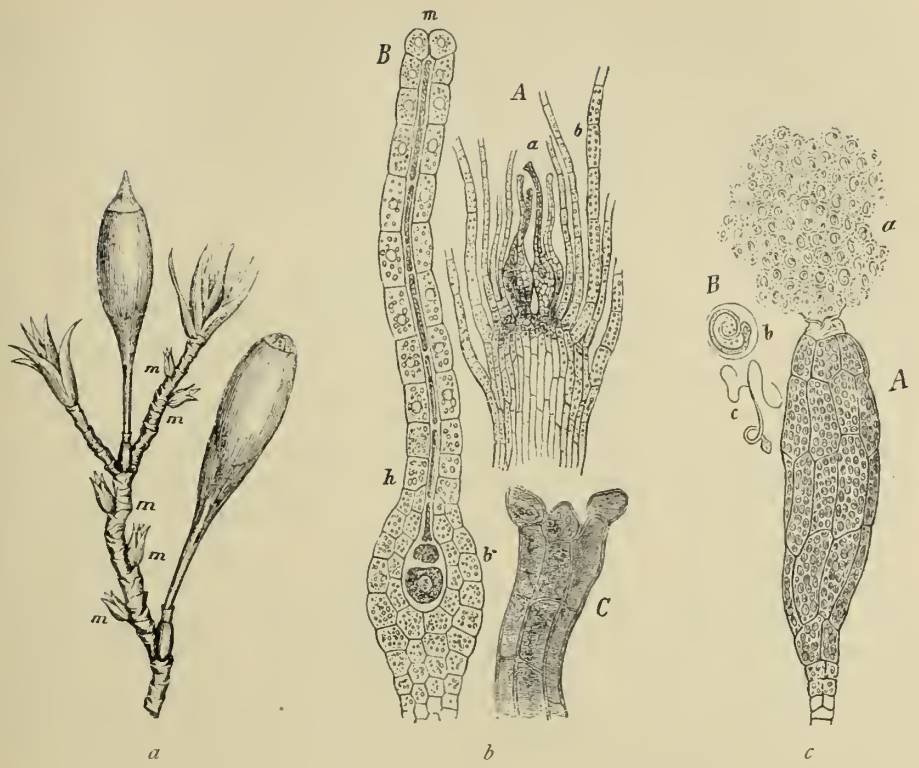


Fig. 89a. **Orthotrichum speciosum.** Die Zweige enden mit weiblichen Blüten (dann Sporogonen), die männlichen (m) sitzen in den Blattachseln. (Nach Schimper). — 89b. **Funaria hygrometrica.** A) Längsschnitt der weiblichen Blüte, a) Archegonien, b) Blätter. B) Archegonium, b) Bauch mit der Eizelle, h) Hals mit Kanalzellen, m) Mündung, noch geschlossen. C) Geöffnete Mündung des Archegoniums nach der Befruchtung. (Nach Sachs.) — 89c. **Funaria hygrometrica.** A) Aufplatzendes Antheridium, a) die Spermatozoiden. B) Spermatozoiden, b) im Bläschen, c) ein Spermatozoid von Polytrichum. (Nach Sachs.)

den Achseln der Stammblätter einzelne Antheridien mit einigen Paraphysen. Auch bei vielen Arten der Gattung *Webera* (so *W. polymorpha)* sitzen die Antheridien mit den Paraphysen in den Achseln der Hüllblätter unter der weiblichen Gipfelblüte. Daraus sehen wir also, dass die Antheridien nicht immer am Ende der verkürzten oder verlängerten Zweige stehen müssen, sondern dass sie an verschiedenen Stellen der Stämme und der Zweige entstehen können, dass sie also eine Eigenschaft haben, die wir allgemein bei den Lebermoosen beobachtet haben. Aus diesem Umstande, sowie daraus, dass auch in der weiblichen Blüte manchmal Antheridien beigemengt sein können, geht hervor, dass die Ansicht, als ob die männliche Blüte der Gattung *Polytrichum* eigentlich ein Komplex einiger Blüten sei, unrichtig ist.

Die Hüllblätter um die Gruppe von Antheridien und Archegonien an den Zweigen heissen Perichaetium. Die Hüllblätter sind gewöhnlich

von den anderen Stammblättern nicht bedeutend verschieden, nur bei einigen Laubmoosen bekommen sie eine besondere Gestalt, Grösse oder Färbung *(Philonotis, Mnium, Tetraphis, Polytrichum, Splachnum, Dicranella).* Am sonderbarsten sind sie entschieden bei der Gattung *Polytrichum* gebildet, wo sie einen breitblättrigen, becherähnlichen Kranz darstellen. Ja, bei dem *P. piliferum* ist dieses »Perigon« prächtig rot gefärbt, so dass hier die Blüte der Phanerogamen mit kolorierten Kronblättern getreu nachgeahmt wird.

Die männliche Blüte von *P. piliferum* erregt durch ihre Form und Farbe von Weitem Aufmerksamkeit und dennoch können wir in diesem Falle nicht sagen, dass diese Auffälligkeit den Zweck hat, Insekten herbeizulocken, denn diese besuchen die Blüten von *P. piliferum* nicht, da sie dort nichts zu suchen und zu finden haben. Dass die Hüllblätter hier und anderwärts zum Schutze der Antheridien dienen, darüber ist kein Zweifel; zu diesem Zwecke aber brauchen sie nicht auffallend gefärbt zu sein. Die Kronblätter der Phanerogamen schützen und umhüllen die Geschlechtsorgane ebenfalls und sind auch lebhaft gefärbt — hier jedoch, wie eine noch nicht bewiesene Theorie behauptet — zur Anlockung von Insekten. Die weiblichen Blüten der Lärche und Fichte glänzen auch in prächtigen Farben der Schuppen — und werden dennoch von Insekten nicht aufgesucht. Die Fruchtblätter der Gattung *Cycas* haben gleichfalls eine auffallende Färbung — ohne von Insekten besucht zu werden. Die Antheridien der *Charen* und *Nitellen* sind prachtvoll gefärbt und dennoch sehen wir nicht, dass Insekten sie aufsuchen würden.

Bei dem Laubmoose *Polytrichum piliferum* ist die Analogie der Phanerogamenblüte in jeder Beziehung bis in's Detail durchgeführt und weil hier auch die Idee der farbigen Krone angedeutet ist, wird in uns ein gewichtiger Zweifel an der Richtigkeit der beliebten Theorie in Betreff des Zweckes der Färbung und Gestaltung der Blumenkrone bei den Phanerogamen rege. Doch mit diesem Thema werden wir uns erst im dritten Teile dieses Werkes eingehender beschäftigen.

Die Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten an den Stämmchen und Zweigen ist bei den Laubmoosen sehr mannigfaltig, aber bei den Gattungen und Arten konstant, so dass dieselbe als systematischer Leitfaden dienlich ist. Bei den akrokarpen Laubmoosen endet die Hauptachse bald in eine männliche (*Amblyodon dealbatus*, Fig. 89), bald in eine weibliche Blüte *(Tortula laevipila)* und die Blüten des anderen Geschlechtes sitzen in Gestalt eines Dichasiums an den verlängerten Zweigen. Die *Orthotricha* haben ebenfalls eine dichasische Verzweigung; hier endet aber jeder Zweig in eine weibliche Blüte (dann in ein Sporogon), während die knospenartigen männlichen Blüten in den Blattachseln an den Zweigen sitzen (*O. speciosum,* Fig. 89a).

Die pleurokarpen Laubmoose haben in der grossen Mehrzahl ihre weiblichen Blüten und dann die Sporogone in den Blattachseln am Haupt-

stämmchen (so z. B. *Brachythecium velutinum*, *Eurhynchium*, *Amblystegium*, *Hypnum Crista castrensis* u. s. w.). Weil viele Laubmoose (*Hypnum*, *Polytrichum*) erst nach einem Jahre zum Sporogon ausreifen, so geschieht es bei vielen Arten, dass auf einer und derselben Pflanze absterbende alte, dann langsam reifende, grüne Sporogone und weibliche Blüten gleichzeitig gefunden werden. Es versteht sich von selbst, dass jedes dieser Stadien sich an dem, in dem betreffenden Jahre aufgewachsenen Stammgliede befindet.

Bei der Gattung *Andreaea* schliessen die weiblichen und männlichen Blüten das Stämmchen ab. Bei den einhäusigen Arten wachsen unter den Blüten 1—2 Ästchen, welche abermals mit einer Blüte endigen, so dass dann Blüten oder Sporogone in reichlichen Absätzen obereinander sitzen und die Ästchen die Gestalt von Dichasien oder Wickeln haben.

Die männlichen Blüten der Gattung *Sphagnum* sind umgeänderte, cylindrische Zweige in den oberen Stammbüscheln, die weiblichen Blüten haben die Form von Knospen und stellen ebenfalls die Veränderung eines der Büscheläste dar.

Die sonderbarste Einrichtung der Blütenorgane weisen die Gattungen der *Polytrichaceen* auf. Die Gattungen *Polytrichum* und *Pogonatum* sind zweihäusig und ihre männlichen Blüten, wie bereits erwähnt worden ist, gross, scheibenförmig, in grosse Blätter eingehüllt. Im nächsten Jahre treibt durch die Blütenmitte das Stämmchen, welches weiter wächst und normale Blätter trägt. Dann schliesst es abermals mit einer männlichen Blüte ab, was sich auch mehrere Jahre hindurch wiederholen kann, so dass ein langes, altes Stämmchen eben so viele Absätze zeigt, als es Jahre alt ist. Die Stämmchen sind hier, wie bekannt, einfach, unverzweigt.

Die Gattung *Catharinaea* bildet gar im ersten Jahre eine männliche Endblüte, welche im nächsten Jahre durchwächst, ein neues Glied bildet und mit einer weiblichen Blüte (sodann mit einem Sporogon) abschliesst, worauf nach der Verstäubung die ganze Pflanze abstirbt. Hier haben wir also den ganz absonderlichen Fall, dass dieselbe Pflanze im ersten Jahre männlich, im zweiten Jahre weiblich ist.

Von morphologischem Standpunkte aus brauchen wir in der Durchwachsung der Polytrichaceenblüten nichts gar so Besonderes zu suchen, denn wenn die Antheridien und Archegonien eine Trichombeschaffenheit an der Achse haben, so ist nichts Besonderes daran, wenn der Achsengipfel, der gewöhnlich in der männlichen Blüte unterdrückt wird, beim Polytrichum neuerdings weiter wächst.

Wie wir ebenfalls schon teilweise erwähnt haben, pflegen bei den zweihäusigen Laubmoosen die männlichen und weiblichen Pflanzen, was die Grösse und das Wachstum anbelangt, recht verschieden zu sein (Dicranella, Bryum, Mnium u. a.).

Die Blätter der Laubmoose sind stets einfach, von linealer bis rundlicher Form; sie sitzen auf dem Stämmchen immer abwechselnd,

niemals in Wirteln oder gegenständig. Ihre Insertion am Stämmchen ist quer oder ein wenig schief, stets bedeutend breit und nicht selten laufen die Blätter am Stämmchen flügelig weit herab (Mnium, Bryum u. a.). Ein Blattstiel oder Nebenblätter sind nicht entwickelt. Nur die Basis ist öfters schlauch- oder auch scheidenförmig und bei den Gattungen *Polytrichum* und *Bartramia* in eine besondere, von der Blattspreite, was die Form und Anatomie betrifft, sehr abgesonderte Scheide umgewandelt.

Die Blattspreite ist flach oder rinnenförmig, ganzrandig oder verschiedenartig gezähnt und oft bedeutend nach der Unterseite hin umgerollt (Tortula, Desmatodon), gewöhnlich in der ganzen Fläche einschichtig oder seltener in dem Vorderteile auch 2—3schichtig (Grimmia, Coscinodon). In dem Blattgewebe unterscheiden wir weder eine Epidermis noch andere Systeme. Auch Spaltöffnungen sind niemals entwickelt. Ebenso wenig finden wir an den Blättern Haare oder Schüppchen; nur bei einigen Gattungen kommen aus der Oberfläche der Zellwand haarförmige Auswüchse (Papillen) — z. B. bei Tortula — hervor oder es wölben sich auch Zellen an der Oberfläche (Mamillen, z. B. bei Bartramia). Hiedurch wird das Blatt glanzlos.

Die Blattzellen sind für die Gattungen und Arten sehr charakteristisch und bieten deshalb für die Systematik ausgezeichnete Merkmale. Ihre Form und Einrichtung entspricht durchaus dem Leben des Laubmooses. Fast immer saugen sie rasch und leicht Wasser ein, so dass ein getrocknetes und totes Laubmoos (im Herbar), wenn es in Wasser eingetaucht wird, augenblicklich Wasser aufnimmt und das Blatt dieselbe Turgescenz und Gestalt erhält, wie sie zur Lebenszeit vorhanden war, was für das Studium der Laumoose am Herbarmaterial eine sehr wertvolle Eigenschaft ist. An der Basis sind häufig besonders grosse, aufgeblasene, dünnwandige Zellen ausgebildet, welche manchmal auch besondere Öhrchen an den Seiten hervorbringen (Flügelzellen). Diese Flügelzellen saugen nach dem Eintauchen das Wasser früher ein, als der übrige Teil des Blattes, so dass die Blätter im Wasser schnell von dem Stämmchen abspringen (Dicranum, Didymodon, Barbula, Grimmia u. a.). In dieser Beziehung macht einzig nur die Gattung *Schistostega* eine Ausnahme, dessen welke und trockene Blätter kein Wasser aufnehmen, wie denn Wasser überhaupt an deren Oberfläche gar nicht einmal adhaeriert.

Infolge der verschiedenartigen Ausbildung der Zellen im Blatte dreht sich das Letztere im trockenen Zustande auf mannigfaltige Weise, was ebenfalls einen guten systematischen Leitfaden abgibt.

Die Gestalt, Anatomie und Lage der Stammblätter ist insgesamt der Aufbehaltung des Wassers durch den Einfluss der Adhaesion und Kapillarität dienstbar. Bei den Gattungen *Sphagnum* und *Leucobryum* sind sogar im Blatte eigene grosse, äusserlich mit Poren versehene Saugzellen entwickelt.

Wir finden in den Blättern auch alle Einrichtungen zur Verhinderung der Wasserverdunstung. Dies gilt namentlich von den auf Felsen

lebenden Laubmoosen (Andreaea, Grimmia, Racomitrium, Coscinodon, Tortula), welche ihren Wohnsitz auf den ausgebranntesten Felsen haben und im Sommer oft monatelang des Wassers entbehren, so dass sie wie lebenslos erscheinen. Solche Laubmoose wachsen insgesamt in Polstern und die Blätter schliessen mit einem hyalinen Haare ab, so dass das ganze Polster behaart aussieht. (Dieselbe Erscheinung, wie bei den behaarten Phanerogamenxerophyten.) Bei *Hedwigia* und *Racomitrium lanuginosum* ist nicht blos das lange Endhaar, sondern auch die ganze Blattspitze hyalin und am Rande bewimpert. Das gemeine Laubmoos *Bryum argenteum* hat eine silberweisse Färbung, infolge dessen, dass die Blattspitzen hyalin, trocken sind und auf diese Weise den lebendigen Gipfel des Stämmchens wie eine Mütze decken. Derartige Formen, welche im Feuchten oder im Schatten wachsen, haben keine solche Einrichtung, während an sonnigen und trockenen Standorten wachsende Formen weiss sind. In dieser Beziehung ist die Varietät var. *candidum* Vel. beachtenswert, weil sie rein weiss und gross ist und ausnahmslos an dem Sonnenbrande ausgesetzten, trockenen Kalkfelsen wächst.

Dem entgegen wurde auch beobachtet, dass haarige Laubmoose, wenn sie sich auf feuchten und schattigen Standorten befinden, die Behaarung verlieren, ja diese Eigenschaft wird auch erblich, so dass auf diese Weise besondere Varietäten entstanden (Grimmia leucophaea var. epilosa Warnst.) sind.

Die Blattspreite durchläuft gewöhnlich eine einfache Mittelrippe, welche nur bei einigen Laubmoosen an der Basis gespalten ist. Häufig ist die Spreite rippenlos (so durchweg bei der Gattung Sphagnum). Das Rippengewebe ist in verschiedene Elemente bedeutend differenziert und von dem Gewebe der Spreite sehr gesondert. Manchmal läuft die Rippe aus dem Blattende in ein mächtiges, hyalines Haar aus. Bei vielen Gattungen pflegt die Rippe überaus kräftig zu sein, so dass sie eigentlich

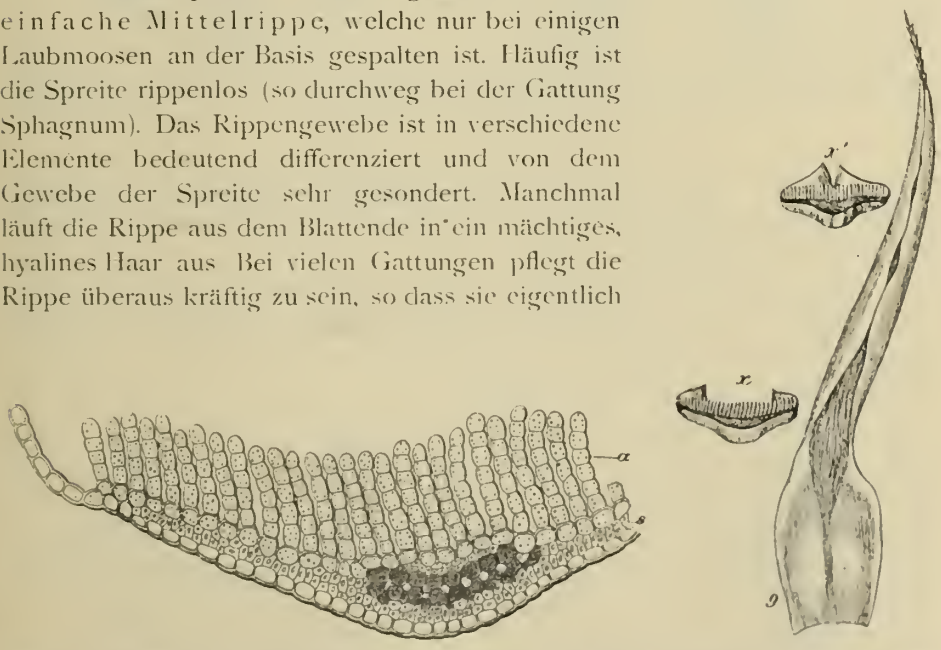


Fig. 90. **Polytrichum commune**, Blattquerschnitt, a) grüne Lamellen, s) Blattspreite (nach Strasburger). g) **P. juniperinum**, ein Blatt (nach Schimper).

die ganze Spreite ausfüllt und von derselben nur unbedeutende, schmale Laminastreifen an den Seiten der Rippe erübrigen (Dicranum, Campylopus, Polytrichum u. a.). Auf der Unterseite derselben kommen auch manchmal Furchen und schwache Rippchen vor (Campylopus, Dryptodon).

Eine eigenartige und sonderbare Einrichtung finden wir an der Oberseite der Rippe bei den Gattungen *Polytrichum, Pterygoneurum* und *Crossidium.*

Die Blattrippe der Gattung *Polytrichum* (Fig. 90) ist mächtig, fast das ganze Blatt ausfüllend. Auf seiner Oberseite befinden sich einschichtige, viel Chlorophyll enthaltende Längslamellen. Bei der Art *P. juniperinum* sind diese Lamellen mit blassen, häutigen Blatträndern verdeckt. Dieses complizierte Organ ist nicht nur einer reichen Assimilation, sondern auch der Wasseraufsaugung und -Erhaltung dienstbar, wie es in neuester Zeit

Fig. 91. Pterygoneurum cavifolium, Blätter mit Lamellen, 5x', x'') deren Durchschnitte. (Nach Schimper.)

von Goebel dargelegt wurde. In morphologischer Hinsicht erblicken wir darin nichts Anderes, als Trichomemergenzen, geradeso wie bei den folgenden zwei Gattungen.

Bei der Gattung *Pterygoneurum* (Fig. 91) bilden sich unter dem Blattende ähnliche 2 oder 4 Lamellen, welche dem gleichen Zwecke dienen. Das Blatt ist hier kahnförmig ausgehöhlt und mit den Rändern nach Innen eingebogen, so dass die Lamellen durch diese Ränder geschützt sind.

Die Gattung *Crossidium* (Fig. 92) hat ähnliche Blätter wie die vorige und gleichfalls mit einem langen Haare versehen. Die Rippe ist in der Spreite unter dem Ende stark verdickt und trägt auf der Verdickung eine Masse von grünen Haaren oder einfachen (manchmal auch geteilten) Stacheln. Auch hier schützt der hyaline, einwärts gebogene Blattrand das beschriebene Organ vor der Verdunstung. Diese und die vorher angeführte Art sind ausgesprochene Xerophyten.

Eine ähnliche Einrichtung wie bei der vorangehenden Gattung haben auch die Blätter der Gattung *Aloina.* Dieselben sind sehr steif und an

der Spitze hacken- oder kappenförmig eingezogen und haarlos. Auch die hyalinen, häutigen Ränder biegen sich einwärts und bedecken das Assimilationsorgan.

Eine ungewöhnliche Form haben die Blätter der Gattung *Fissidens* (Fig. 82). Hier stehen sie in zwei Reihen und da sie quer inseriert sind, so umfassen sie mit ihrer breiten Scheide das Stämmchen. Die Rippe verbreitert sich auf dem Rücken der Scheide in eine geflügelte Spreite, welche hoch über der Scheide breiter wird, so dass es den Anschein hat, als ob das Blatt mit seiner Spreite vertikal zum Stämmchen stehen würde. Dass dies nur eine spreitenförmig verbreiterte Rippe ist und dass das eigentliche Blatt die scheidenartige Basis darstellt, geht aus dem Umstande hervor, dass wir bei einigen Arten (F. tamarindifolius) an der Stammbasis tatsächlich flache oder ausgehöhlte, quer an der Achse aufsitzende und überhaupt keine vertikale Blattspreite besitzende Blätter vorfinden. Oberhalb dieser Blätter finden allmähliche Übergänge statt, wo zu sehen ist, wie die Rippe aus dem Blatte hervorzutreten und sich in eine Blattspreite zu vergrössern anfängt. Die Blätter der Gattung *Fissidens* sind eine auffallend getreue Analogie der reitenden Blätter der Gattung *Iris*.

Häufig sind auf einer und derselben Moospflanze die Blätter in Form und Grösse verschieden, unten am Stämmchen sind sie ganz klein, oben gross und breit. Besonders auffallend ist diese Erscheinung bei der schönen Art *Rhodobryum roseum*. In der Abteilung der *Hypnaceen* pflegen die Blätter in der Regel auf dem Hauptstämmchen und auf den Ästen von verschiedener Gestalt zu sein. Die bedeutendste derartige Differenzierung finden wir bei der einheimischen Art *Hypnum Haldanianum* Grev., wo die Blätter des Hauptstämmchens sichelförmig und einseitig eingebogen, die Blätter an den Zweigen aber gerade und allseitig vorkommen.

C. Müller (l. c.) beschreibt in den Achseln der Gattungen *Andreaea, Sphagnum* und *Fontinalis* vorkommende unbedeutende Keulenhaare, welche einfach gegliedert sind und mit einer grösseren Zelle enden. Sie sollen auch bei anderen Laubmoosen vorkommen; über deren Bedeutung ist jedoch nichts be-

Fig. 92. Crossidium griseum, b Blatt, dasselbe im Durchschnitt (links). (Nach Limpricht.)

kannt. Unserer Meinung nach erinnern diese Keulenhaare lebhaft an die Haare und Schüppchen (squamulae intervaginales) in den Achseln der wasserliebenden Phanerogamen.

An den Stämmchen zwischen den Blättern entstehen häufig eigenartige haarige Auswüchse, sogenannte Paraphyllien, welche bald einfach, bald unregelmässig verzweigt, manchmal einfach, manchmal mehrreihig gegliedert, ja zuweilen auch in die Fläche schuppig verbreitert sind. Sie enthalten viel Chlorophyll. Manchmal wachsen sie auch aus den Blattbasen heraus. Gewöhnlich kommen sie in Menge dort vor, wo kein oder wenig Wurzelfilz vorhanden ist. So hat z. B. *Hylocomium splendens* keinen Wurzelfilz, aber viel Paraphyllien. Dieselben sind überhaupt bei den Gattungen *Hylocomium*, *Hypnum*, *Thuidium* u. a. Verwandten verbreitet. Die biologische Bedeutung der Paraphyllien wird dahin erklärt, dass sie, ebenso wie der Wurzelfilz zur Aufbehaltung und Aufsaugung des Wassers und ausserdem zur Unterstützung der Assimilation dienen. Morphologisch stehen sie auf derselben Stufe, wie die Protonema- (oder Wurzel-) fäden, nur mit dem Unterschiede, dass sie ein beschränktes Wachstum haben.

Die anatomische Zusammensetzung des Stämmchens ist bei den Laubmoosen zumeist ziemlich mannigfaltig und vollkommen. In den meisten Fällen befindet sich am Umfange des Stämmchens ein Gewebecylinder, welcher aus gewöhnlich farblosen, sehr dickwandigen Zellen von unbedeutender Helligkeit besteht. Den grössten Teil des Stämmchens füllt ein dünnwandiges Parenchym aus. An der Aussenseite des festen Cylinders pflegt bei einigen Laubmoosen eine Schicht (Meesea) oder auch mehrere Schichten von dünnwandigen Zellen auf die Art einer Epidermis entwickelt zu sein. Bei einigen Arten der Torfmoose (Sphagnum cymbifolium und Verwandten) bildet diese Schicht ein ganzes System dünnwandiger, saugender Zellen, welche, wie ein Waschschwamm das Stämmchen umhüllen. Weder hier noch dort, wo jene Zellen nur eine Schicht bilden, kann man dieselben als wahre Epidermis im Sinne der Epidermis am Sporogon ansehen, denn Gestalt, Zusammensetzung und Funktion derselben sind verschieden.

Die Torfmoose sowie viele andere Laubmoose haben im Stammparenchym keine Centralstränge, überhaupt kein differenziertes Gewebe. Dagegen findet sich bei einer grossen Anzahl von Laubmoosen in der Mitte des Stämmchens ein Streifen differenzierten Gewebes, der sogenannte Centralstrang. In dem einfachsten Falle ist es ein Streifen einförmiger, prosenchymatischer, gestreckter Zellen (Mnium). An den Wänden derselben ist keine besondere Struktur wie bei den höheren Gefässpflanzen in den Gefässbündeln zu sehen. Sie dienen zur Leitung des Wassers. Eine Schutzscheide findet sich nirgends vor.

Viel zusammengesetztere Verhältnisse kann man an dem Centralstrang des Stämmchens bei den Gattungen der *Polytrichaceen*, so insbesondere bei den Gattungen *Polytrichum* und *Catharinaea* beobachten. Hier

lässt sich ein System eines prosenchymatischen, zur Wasserleitung bestimmten Gewebes, dann ein anderes System dünnwandiger, verlängerter, Eiweiss und Stärke enthaltender Zellen unterscheiden. Das erstere System stellt uns also ein unvollkommen entwickeltes Xylem, das zweite ein Phloëm im Sinne der höheren Pflanzen vor. Ja, in dem Phloëmteil unterscheidet man auch weitlumige Zellen, welche an die Siebröhrenglieder erinnern.

Aus dem Angeführten geht deutlich hervor, dass wir bei den Laubmoosen die ersten Spuren der Entwickelung von Gefässbündeln vorfinden, welche dann durchweg bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen eine konstante Erscheinung sind. Unger hat im J. 1861 zuerst auf diese Eigenschaft der Laubmoose hingewiesen.

Die Differenzierung der Gewebe und namentlich des Centralstranges erfährt eine noch höhere Entwickelung in dem Sporogonium der Laubmoose als wahrer gefässtragender Generation, wie wir bereits früher auseinandergesetzt haben.

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Laubmoose.

Wenn wir dieses Kapitel vollständig erschöpfen wollten, so würde es sehr umfangreich werden. Die hieher einschlägigen Erscheinungen sind in morphologischer und biologischer Beziehung ebenso wie bei Phanerogamen sehr belehrend. Im Ganzen kann man überall die Regel verfolgen: Wenn ein Laubmoos in einer Gegend blos steril vorkommt, so hat es gewiss irgend eine Art ungeschlechtlicher Vermehrung als Ersatz für den Verlust der Geschlechtlichkeit.

Wie bei den Lebermoosen, so kommen auch bei den Laubmoosen viele Arten vor, welche in einigen Gegenden, ja in ganzen Ländern, stets steril sind. Für die Länder Europas führen wir in dieser Beziehung als Beispiel an: *Dicranum flageltare*, *D. fragile*, *D. viride*. *Orthotrichum Lyellii*, *Leucodon sciuroides*, *Zygodon viridissimus*, *Thuidium abietinum*, *Neckera complanata*, *Plagiothecium elegans*, *Hypnum rugosum*, *H. Lindbergii*, *Cylindrothecium concinnum*.

Zahlreiche Arten der Gattung *Orthotrichum* sind durchweg fruchtend, nur die Art *O. Lyellii* ist in der Regel steril und bildet dieselbe an den Blättern eine Menge von Vermehrungskörpern. In ähnlicher Weise verhält sich die Gattung *Neckera*, deren Art *N. complanata* immer steril ist, jedoch eine reichliche Vermehrung durch dünne Ausläufer aus dem Stämmchen besitzt. Das Gleiche finden wir bei *Plagiothecium elegans*.

Tortula papillosa ist stets und allgemein steril und nach De Bary verkümmern überhaupt die Geschlechtsorgane. Man sagt, dass sie im Jahre 1884 mit entwickelten Sporogonien in Australien gefunden worden sei.

Correns zählt z. B. auf, dass nur drei zwitterige Laubmoosarten der heimischen Flora vegetative Brutorgane hervorbringen, von den einhäusigen aber 12, und von den zweihäusigen 95 Arten sich vegetativ ver-

mehren. Correns bietet weiter in seiner Arbeit eine eingehende Einteilung aller Fälle der vegetativen Vermehrung bei den Laubmoosen.

Die einfachste Kategorie der ungeschlechtlichen Vermehrung ist der Fall, wo jeder zerbrochene oder abgebrochene Stammteil oder abgebrochenes Blatt zu einer neuen Moospflanze aufzuwachsen vermag. Wenn auf dem Bruchstück ein Vegetationsgipfel vorhanden ist, so wächst sie durch denselben weiter; ist dies nicht der Fall, so bilden sich aus dem Stämmchen Adventivknospen, aus denen neue Stämmchen treiben.

Fast überall wachsen an den abgebrochenen Teilen (ja es wurde dies sogar an abgebrochenen Sporogonen beobachtet) neue Protonemafäden, welche sich wie das aus einer Spore aufgekeimte Protonema vermehren.

Manche Laubmoose sind sehr brüchig, so dass sie auch bei leichter Berührung in Stücke zerfallen, welche allerdings wieder von Neuem aufwachsen. Beispielsweise führen wir in dieser Beziehung an: *Dicranum fragile*, *Andreaea crassinervia*, *Webera albicans*, *W. cruda*, *Campylopus flexuosus*, *C. Schimperi*. Bei anderen Arten brechen blos ganze Blätter leicht ab, z. B. bei *Dicranodontium longirostre*, *Campylopus fragilis*, *Dicranum montanum*. Häufig sind nur die Blattspitzen leicht brüchig, wie z. B. bei *Tortella fragilis*, *T. tortuosa* (namentlich bei einer Varietät), *Dicranum viride*, *Grimmia fragilis*, *Trichostomum nitidum*, *Barbula sinuosa*.

An den Stämmchen in den Blattachseln wachsen manchmal eigenartige, kleinblättrige, leicht abbrechbare Ästchen hervor, welche ebenfalls zur vegetativen Vermehrung dienen.

Ein Beispiel haben wir an *Dicranum flagellare*. In den Blattachseln bilden sich ferner leicht abfallende Knospen mit den ersten, bereits angelegten Blättchen. Solche finden wir bei vielen Arten der Gattung *Webera*, so bei *W. annotina*, *W. commutata*, *W. proligera*.*) Manchmal bildet auch das gemeine *Bryum argenteum* eine Menge von abfallenden Achselknospen, wenn es blos im sterilen Zustande vorkommt. *Leucodon sciuroides*, ein bei uns häufig vorkommendes aber selten fruktifizierendes Laubmoos, vermehrt sich ebenfalls durch axilläre, abfallende Knospen und Ästchen; ausserdem bildet es aber an den Blättern kleine Zellkörper, an denen es wie bestaubt aussieht.

Derjenigen Arten, welche in den Blattachseln und an den Blättern verschiedenartige, fadenförmige, zerfallende Auswüchse bilden, gibt es endlich eine grosse Anzahl. Diese Fäden (von Trichom- oder Protonemabeschaffenheit) sind entweder einfach oder verästelt, entweder gegliedert, oder vielzellig, manchmal übergehen sie in keulenförmige oder kugelige, mehrzellige Gebilde.

Hieher gehört das bekannte, bei uns gewöhnlich sterile Laubmoos *Aulacomnium androgynum*, welches durchweg eigenartige Pseudopodien

*) Bei der Letzteren sind sie bedeutend verlängert, was Limpricht zu der Vermutung verleitet hat, dass es haarförmige Auswüchse sind.

bildet, gleichsam blattlose Verlängerungen der Zweige. Am Ende des Pseudopodiums bilden sich mehrzellige, grünliche Körperchen, welche sich in einen runden Endkolben zusammensetzen (Fig. 88).

Interessant ist es, dass die bekannte *Tetraphis pellucida* an den Standorten, wo sie nicht fruktifiziert, überall mehrzellige Körperchen im Inneren der Becher an den Ästchen, wo sich sonst Antheridien bilden, hervorbringt. Es sind dies also eigentlich abortierte männliche Blüten, in denen sich die Paraphysen in Brutkörper verwandelt haben. Es ist gewissermassen eine Vergrünung der männlichen Blüten, wie Schimper richtig bemerkt hat.

An den Blättern bilden sich Zellkörper von verschiedener Form bei den Arten: *Orthotrichum Lyellii, Tortula papillosa, Grimmia trichophylla, G. torquata* u. a. In den Blattachseln sehen wir Fädenbüschel bei: *Plagiothecium elegans, Zygodon viridissimus, Encalypta contorta*. Der auf Mauern häufig vorkommende *Didymodon luridus* bildet an der Variätet var. *cordatus* in den Achseln Fädenbüschel, welche am Ende mehrzellige Kügelchen tragen. Dasselbe kommt auch bei *D. rigidulus* und einigen Arten von *Barbula* vor.

In den Blattachseln des *Bryum erythrocarpum* sehen wir grosse, kugelige, vielzellige Körper von zuletzt scharlachroter Farbe, so dass sie Himbeeren ähnlich sind. Diese Körper würde ich aber nach der Analogie bei den Arten der Gattung *Webera* als verwandelte Achselknospen ansehen.

Plagiothecium Roeseanum ist in der Regel reichlich fruchtend. Es kommt aber in Hainen, an feuchten, schattigen Orten eine Varietät mit dünnen, kleinblättrigen Ausläufern (var. *gracile* Breidl.) vor, welche der normalen Pflanze gar nicht ähnlich ist. Diese Varietät ist immer steril und hat sich auch schon eine ungeschlechtliche Vermehrung besorgt, denn sie bringt kleine, vierzellige Körper an der Basis und in den Achseln der Blätter hervor.

Schon im Protonemastadium können sich manche Moose ungeschlechtlich vermehren, indem die Protonemafäden in einzelne Zellen zerfallen, welche im Wasser weit fortgeschwemmt werden und zu neuen Protonemagenerationen aufkeimen. Es ist beachtenswert, dass diese Vermehrungsweise eigentlich gleich mit der Bildung der sogenannten »Oidien« am Mycelium der Basidiomyceten ist.

Die Grösse der Laubmoose.

Die Laubmoose treten in der übrigen Vegetation nicht so sehr durch ihre Grösse als vielmehr durch ihr massenhaftes Auftreten hervor. In unseren Wäldern bedecken häufig blos einige Arten Flächen von der Ausdehnung einiger Kilometer, wie dies z. B. namentlich bei *Hypnum Schreberi, H. cupressiforme, Hylocomium splendens, H. squarrosum, H. triquetrum* der Fall zu sein pflegt. In Sümpfen dominieren wiederum die *Sphagna*,

Harpidia, Gymnocybe u. a. Durch diese Kollektivität, die ausgiebige Wasseraufhaltung und Bewässerung der Umgegend spielen sie eine grosse Rolle in der Entwickelung der Phanerogamenvegetation. Doch über dieses Thema können wir uns hier nicht weiter auslassen.

Unter den akrokarpen Laubmoosen finden wir die stattlichsten Arten in den Gattungen *Mnium, Dicranum, Polytrichum, Racomitrium*, wo bis 20 cm hohe Exemplare (das Sporogon nicht eingerechnet) keine Seltenheit sind. Durch den stattlichsten Wuchs und das grösste Sporogon ragt unter allen Laubmoosen die Gattung *Polytrichum* hervor. Schon unser *P. commune* erreicht an nassen Stellen in den Wäldern samt dem Sporogon die Höhe von bis 60 cm. Wahre Laubmoosriesen sind aber die Arten *P. aforobustum* Besch. und *P. alticaule* C. M., wovon das erstere in Madagaskar, das andere in Brasilien seine Heimat hat. Auch die in Chile einheimische Gattung *Dendrohgotrichum* ist durch grosse Dimensionen ausgezeichnet. Es ist ohne Zweifel bemerkenswert, dass gerade *Polytrichum* als höchstorganisierter Laubmoostypus auch durch seine Grösse alle anderen Laubmoose übertrifft.

Die pleurokarpen Laubmoose sind im Ganzen immer von grösseren Dimensionen. Von unseren europäischen erreichen eine bedeutende Grösse *Hylocomium triquetrum, H loreum, Fontinalis antipyretica, Hypnum rugosum, Plagiothecium undulatum* u. a.

Eine grosse Anzahl von Laubmoosen haben kleine Dimensionen, ja manche sind von zwerghafter Gestalt. So stellen manche Arten der *Phascaceen,* wie *Ephemerum serratum, Acaulon triquetrum, Sporledera* Knospen von ca 1 mm Grösse vor. *Fissidens exilis* ist nur 1—2 mm hoch. Die *Seligerien* sind dem unbewaffneten Auge fast gar nicht erkennbar und zeigen sich makroskopisch nur als ein grüner Felsenüberzug. *S. Doniana* z. B. erreicht samt den Blättern und dem Sporogone kaum die Höhe von 1 mm.

Unter den pleurokarpischen Laubmoosen finden wir die kleinsten Formen in der Gattung *Amblystegium, A. confervoides* bildet ungemein zarte, fest an den Felswänden hinkriechende Fäden.

Die Laubmoose sind eine getreue Analogie der Phanerogamen.

Bisher haben wir bei unseren Auseinandersetzungen über die Laubmoose, die in der Bryologie üblichen Bezeichnungen: »Blatt, Blüte, Kelch, Rhizom, Stämmchen« angewendet. Es ist aber jetzt notwendig hervorzuheben, dass keines der so bezeichneten Organe mit den bei den Phanerogamen auf dieselbe Weise benannten Organen homolog ist.

Wir haben bereits genügend klar gemacht, dass das beblätterte Stämmchen des Laubmooses dem beblätterten Phanerogamenstengel nicht entspricht, weil jenes die erste und dieser die zweite Generation darstellt.

Wir haben bewiesen, dass dem beblätterten Stengel bei den Phanerogamen eigentlich das Laubmoossporogonium entspricht. Das beblätterte Stämmchen ist eigentlich ein in eine Achse und Blätter gegliedertes Algenlager und als solches kann es überhaupt mit dem beblätterten Phanerogamenstengel gar nicht verglichen werden.

An der Typenreihe: *Marchantia, Blasia, Plagiochila, Calobryum, Schistostega, Mnium, Polytrichum, Hypnum* sieht Jedermann deutlich, wie aus dem flachen Algenlager das beblätterte Laubmoos entstanden ist.

Die Blätter der Laubmoose sind Phanerogamenblättern nur annähernd ähnlich; anatomisch und morphologisch stimmen sie mit ihnen in keiner Beziehung überein. Auch das Stämmchen entspricht keineswegs der morphologischen und anatomischen Zusammensetzung ähnlicher Organe bei den Phanerogamen. Dass die »Kelche« und »Blüten« der Laubmoose mit den Kelchen und Blüten der Phanerogamen nichts homologes gemeinsam haben, brauchen wir vielleicht gar nicht zu erwähnen.

Trotz alledem aber kann nicht geleugnet werden, dass die Morphologie der Phanerogamen der morphologischen Zusammensetzung der Laubmoose auffallend entspricht. Wir finden hier fast alle morphologischen Prinzipien ähnlich durchgeführt: die Stellung der Blätter, das Aufwachsen der Stämmchen, die kriechende Rhizome, die axilläre Verzweigung, die Sympodien. Die »Blüten« des Laubmooses enthalten im Wesentlichen ähnliche Geschlechtsorgane wie die Blüten der Phanerogamen.

Hieraus schöpfen wir die Erkenntnis, dass in den Laubmoosen eine getreue Analogie der Phanerogamen durchgeführt ist. Das Blatt, das Stämmchen, die Blüte, der Kelch sind zwar den bei den Phanerogamen ebenso benannten Organen nicht homolog, aber analog. Morphologisch sind sie verschieden, aber biologisch gleich, denn sie dienen gleichen Funktionen.

Wenn wir aber erwägen, wie getreu diese Analogie durchgeführt ist, so gelangen wir wieder zu dem bereits früher ausgesprochenen Grundgedanken, dass die Pflanzenorgane jede beliebige Gestalt anzunehmen vermögen, sie mögen welche morphologische Bedeutung immer haben, oder mit anderen Worten: dieselbe Form kann aus welchen Komponenten immer aufgebaut werden. Oder: in dem organischen Stoffe des Pflanzenreiches sind latente morphologische Programme enthalten, welche sich auf jedem beliebigen Organe verkörpern können. Diese Verkörperung wird durch die Lebensbedingungen hervorgerufen.

Die bewunderungswerte Analogie der Laubmoose mit den Phanerogamen hat auch erfahrene Botaniker auf Abwege gebracht. Manche von ihnen haben einfach die anologen Organe der Laubmoose mit den betreffenden Organen der Phanerogamen identifiziert, andere haben über dieselben nicht einmal Betrachtungen angestellt und noch andere (in der neuesten Zeit) gelangten zu dem Schlusse, dass überhaupt gar keine Generationen existieren.

Wenn wir aber den Zusammenhang der Generationen bei den Archegoniaten und Phanerogamen leugnen wollten, so würde die vergleichende Pflanzenmorphologie überhaupt ein Ding der Unmöglichkeit werden.*)

D) Gefässkryptogamen (Cryptogamae vasculares).

1. Der Vorkeim (das Prothallium) als geschlechtliche Generation.

Aus der Spore der Gefässkryptogamen keimt das *Prothallium*, welches die Geschlechtsorgane: Antheridien und Archegonien trägt. Die aus den Antheridien hervorgekommenen Spermatozoiden befruchten die Eizelle im Archegonium. Das Produkt dieser Kopulation ist der Embryo, welcher sich aus der Eizelle entwickelt und dann aus dem Prothallium als junges, beblättertes Pflänzchen emporwächst.

Für das Leben der Gefässkryptogamen hat das Prothallium blos dadurch eine Bedeutung, dass in demselben die geschlechtliche Kopulation stattfindet. Nach Vollbringung dieser Aufgabe verschwindet demnach auch das Prothallium. Infolge dessen ist also auch das Leben des Prothalliums ein kurzes, da die Pflanze ihr eigentliches Leben erst in der zweiten Generation, nämlich in der Gestalt des beblätterten Stammes durchmacht. Der keimende Embryo (Fig. 93) saugt in seiner zarten Jugend auch Ernährungsstoffe aus dem Prothallium, wodurch er zur baldigen Vernichtung des Lebens des Letzteren beiträgt.**) Nur in jenen Fällen, wo sich kein Embryo entwickelt, kann das Prothallium längere Zeit hindurch vegetieren; ja Goebel hat beobachtet, dass die Prothallien der Gattung *Osmunda* auch mehrere Jahre lang leben können, indem sie zu bandförmigen, frondosen Lebermoosen ziemlich ähnlichen, bis 4 cm langen Lagern aufwachsen.

Die Gestalt und sonach auch die Morphologie der Prothallien sind sehr einfach und bieten in keiner Beziehung etwas Interessantes. Sie erreichen gewöhnlich keine grösseren Dimensionen; die grössten pflegen beiläufig 1 cm im Durchmesser zu haben. An das Substrat sind sie mit feinen Rhizoiden befestigt, welche meistenteils einzellig sind; nur bei den Gattungen *Danaea, Cyathea, Botrychium* kommen auch gegliederte Rhizoide vor. Bei den männlichen Prothallien der heterosporischen Gattungen und bei den weiblichen Gattungen *Azolla* und *Salvinia* entwickeln sie sich überhaupt nicht.

*) Die hier ausgesprochenen Ansichten habe ich in gleichlautender Weise bereits im Jahre 1891 in der Zeitschrift »Živa« und zum zweitenmale in meinem Werke »Laubmoose Böhmens« im J. 1897 publiziert.

**) Von den saprophytischen Prothallien der Gattung *Botrychium* wird gesagt, dass sie in Verbindung mit den jungen Pflänzchen mehrere Jahre ausdauern.

Das Prothallium als geschlechtliche Generation gleicht dem Thallus der frondosen Lebermoose, welchem, namentlich bei den Farnen, es auch ziemlich ähnlich ist. Bisher wurde noch niemals die Beobachtung gemacht, dass sich das blattartige Prothallium der Farne in ein Stämmchen und seitliche Blattabschnitte geteilt hätte, wie es bei den frondosen Lebermoosen vorkommt. Diese morphologische Differenz wäre auch für das Prothallium überflüssig, da sein Leben so sehr kurz ist. Die Prothallien der Farne pflegen durch einen Mittelstreifen (dort, wo sich an der Unterseite die Rhizoide befinden) in zwei Lappen oder wenigstens in 2 gleiche Hälften symmetrisch geteilt zu sein. Nach Sadebeck bildet es bei *Polypodium obliquatum* 1·5 cm lange und 1 cm breite Bändchen. Häufig jedoch haben sie eine überhaupt unregelmässige und unsymmetrische Gestalt. Sie sind (Fig. 93) sattgrün, glatt oder auch an der Oberfläche mit scharfen Härchen besetzt, durchweg einschichtig, nur im Mittelstreifen mehrschichtig. Eine abweichende Gestalt haben die Prothallien der Farne: *Hymenophyllum*, *Trichomanes*, *Acrostichum*, *Ophioglossum* und *Botrychium*.

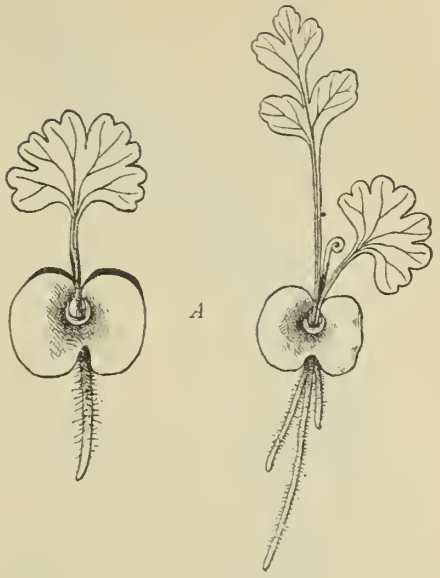


Fig. 93. **Asplenium violascens**. Links Keimpflanze mit erstem, aus dem Prothallium hervortretendem Blatte, rechts älteres Stadium. (Original.)

Die Prothallien der Gattung *Hymenophyllum* sind flach, unregelmässig gelappt. Einzelne sterile Lappen können sich in lange Bänder verlängern und wenn die embryotragenden, basalen Teile abgestorben sind, können sie auch weiter wachsen und perennieren.

Die Prothallien von *Trichomanes* sind erstaunlicherweise in Gestalt von vielfach verzweigten, gegliederten Fäden (Fig. 94) entwickelt, welche lebhaft an das Protonema der Laubmoose erinnern. Auf besonderen Ansätzen sitzen dann an einigen Archegonien und an anderen Antheridien.

Auch das aus der Spore aufgekeimte Prothallium der Gattung *Acrostichum* (Fig. 95) hat die Gestalt eines einfachen, gegliederten Fadens. Diese Gestaltung des Prothalliums ist eine atavistische Erscheinung, da sich in derselben fädige Algenformen äussern; wir haben es also hier mit einem noch niedrigeren Typus zu tun, als es das flache Lager der Lebermoose ist.

Die Prothallien der Familie der *Ophioglossaceen* wurden bisher nur in sehr geringem Masse beobachtet (Mettenius, Hofmeister, Lang, Jeffrey). Sie haben die Gestalt von kugeligen, kleinen, nicht grünen

Fig. 94. **Trichomanes rigidum** Sw. Junge Keimpflanze, welche aus dem mehrzellige Antheridien und Archegonien tragenden Knoten (A) hervortritt und noch mit dem fadenförmigen Prothallium zusammenhängt. (Nach Goebel.)

Fig. 95. **Acrostichum peltatum.** Keimendes fadenförmiges Prothallium mit noch aufsitzendem Sporangium. (Nach Goebel.)

Knollen, welche im Humus eingebettet saprophytisch leben. Bei einigen von ihnen wurden auch endophytische Mykorrhizen gefunden. Neulich hat Bruchmann auch die Prothallien von *Ophioglossum vulgatum* entdeckt. Dieselben sind bis 6 cm lang und 1—2 mm dick, langen Wurzeln ähnlich, gelblich, kahl, einhäusig.

Die Antheridien und Archegonien befinden sich auf der Unterseite der laubartigen Prothallien der Farne und zwar die ersteren in der Nähe der Basis, zwischen den Rhizoiden, die letzteren zunächst des vorderen Ausschnittes. Auf den Knöllchen von Botrychium finden wir sie auf der Oberfläche.

Die Prothallien der Familie der *Lycopodiaceen* wurden eingehender erst in neuester Zeit erforscht und zwar ausschliesslich nur an einheimischen und exotischen Arten der Gattung *Lycopodium*. In dieser

Beziehung haben insbesondere Treub, Bruchmann und Goebel bemerkenswerte Arbeiten veröffentlicht. Diese Prothallien haben durchweg die Gestalt von mannigfaltig gebildeten Knöllchen, welche entweder in die Erde versenkt sind, wo sie saprophytisch leben, oder teilweise über den Erdboden emporragen, wo sie dann in dieser oberirdischen Partie grün werden. Ja, an den wurmförmigen Knöllchen von *Lycopodium Selago* wurde die Beobachtung gemacht, dass, wenn dieselben auf die Erdoberfläche gelangen, sie ganz vergrünen können.

Die Prothallien der exotischen Art *L. Phlegmaria* sind dünn, hie und da knöllchenförmig ver-

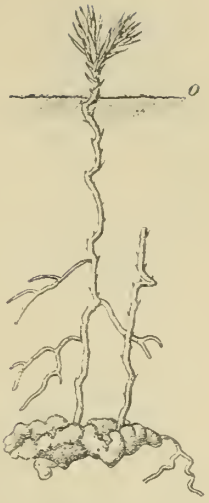


Fig. 96. **Lycopodium annotinum.** Junge, aus einem unterirdischen knolligen Prothallium hervortretende Pflänzchen, o) Erdoberfläche. (Nach Bruchmann.)

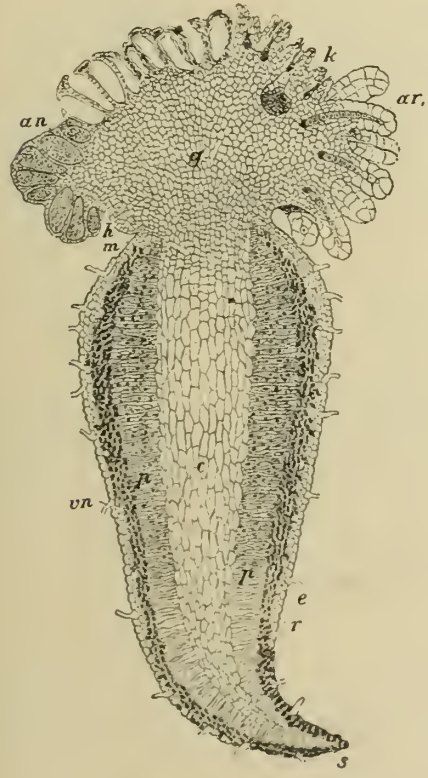


Fig. 97. Prothallium von **Lycopodium complanatum.** e) Epidermis, r) Rindenschicht, p) Palissadenschicht, c) centrales Gewebe, m) Meristem, g) oberirdischer Teil mit Antheridien und Archegonien. (Nach Bruchmann.) — **Lycopodium inundatum** (rechts). Prothallium mit Archegonien. (Nach Goebel.)

dickt u. unregelmässig verzweigt. Die Prothallien unseres allgemein verbreiteten *L. clavatum* (ebenso auch bei *L. annotinum*, Fig. 96) sehen wie unregelmässige, unterirdische Knöllchen aus, welche saprophytisch leben und mehrere Jahre wachsen, ehe sie vollkommen ausgebildet sind.

Die Prothallien der Arten *L. inundatum* (Fig. 97) und *L. cernuum* sind in der unteren Partie rübenartig aufgeschwollen, nicht grün, mit Rhizoiden versehen, woran die oberirdische, kopfförmige, grüne, unregelmässig lappig geteilte obere Partie aufsitzt. An derselben befinden sich an verschiedenen Stellen die Archegonien und Antheridien. Ähnliche Prothallien hat auch *L. complanatum*

(Fig. 97). Bei den 3 letztgenannten (und teilweise auch bei den früher angeführten) ist das Gewebe in der rübenartigen Partie ziemlich differenziert, so dass ein oberflächliches Rindensystem, ein Palissadengewebe, ein inneres Leitgewebe und ein oberes Gewebe in dem kopfförmigen Teile unterschieden werden kann.

Dass in diesen Prothallien das Gewebe so stark differenziert ist, kommt daher, dass diese Prothallien langlebig sind und ihr Leben teils durch Assimilation, teils durch Aufnahme von Stoffen aus dem Substrate fristen. Pritzel erblickt in diesem Umstande sowie darin, dass bei einigen eine untere wurzelartige und eine höhere, grüne gelappte Partie entwickelt ist, einen Wink, dass es notwendig sei, solche Prothallien als die am vollkommensten entwickelten überhaupt zu betrachten, da an denselben angeblich schon Blätter, ein Stengel und eine Wurzel differenziert seien! Das ist nun allerdings nicht richtig, denn die Prothallien von *Lycopodium cernuum* und *L. inundatum* sind nichts anderes, als knöllchenförmige Gebilde, wie bei der Gattung *Botrychium* und bei *Lycopodium clavatum,* dann bei *Lycopodium Selago*, nur mit dem Unterschiede, dass die untere, unterirdische Partie sich infolge der Versenkung in das Substrat anders accomodiert hat, als die oberirdische Partie. Es bieten uns also auch diese Prothallien nichts morphologisch Besonderes.

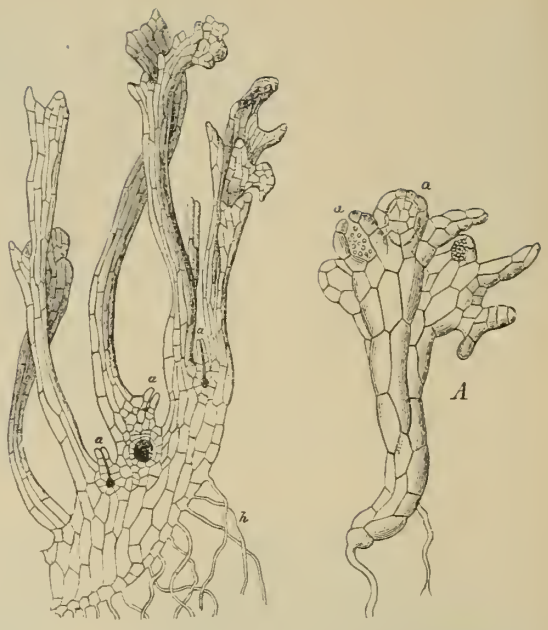
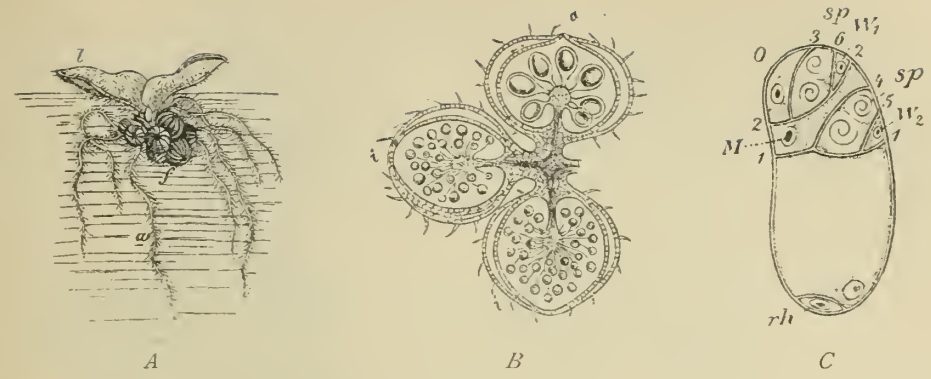


Fig. 98. **Equisetum arvense**. links weibliches Prothallium, a) Archegonien, b) Wurzelhaare; A) männliches Prothallium (rechts), a) Antheridien. (Nach Hofmeister.)

Die Prothallien der Schachtelhalme (Equisetum) erinnern in Manchem an die Prothallien von *Lycopodium cernuum*. Sie sind ebenfalls massiv, vielzellig, unten dick mit vielen Rhizoiden, oben unregelmässig gelappt, mit Lappen, welche eine Licht- und Schattenseite zeigen (Fig. 98). Sie sind in der Regel von grüner Farbe, oben manchmal auch braun, wie ich Gelegenheit hatte, es an der Art *E. palustre* zu beobachten, welche im feuchten Sande in Wiesengräben und an Teichrändern im Sommer und Herbst in grosser Menge vorkommt. Sie haben die Grösse eines Hanfkorns oder sind noch kleiner. Ihr Geschlecht ist geteilt; die männlichen sind stets schwächer und kleiner und tragen blos die Antheridien



A B C

D

Fig. 99. **Salvinia natans.** A) Ein Stammteil mit zwei flachen Blättern (l) und mit dem Wasserblatte (w), f) Sporocarpien. B) Sporocarpien mit Makrosporangien (a) und Mikrosporangien (i), C) keimende Mikrospore, rh) Rhizoidenzelle, sp) Spermatozoidenzellen, M, W, O) sterile Zellen, D) Längsschnitt durch keimende Makrospore, a) Sporangiumwand, b) Episporium, c) Sporenhaut, e) deren Fortsetzung, pr) Prothallium, m) die Mündung des Archegoniums, s) das Schildchen. (A, B nach Sachs, D nach Pringsheim, C nach Belajeff.)

am Ende der Lappen; die weiblichen sind viel stattlicher und tragen die Archegonien an der Basis der Lappen.

Es wurde beobachtet, dass gut genährte Prothallien stets weiblich, schlecht genährte männlich geworden sind, ja es geschah auch, dass die weiblichen Prothallien später auch Antheridien getragen haben, wenn ihre Ernährung eine schlechte war. Hofmeister sagt endlich, dass er auch einige zwitterige Prothallien gesehen habe.

a) Die Prothallien der heterosporen Gefässkryptogamen.

Die bisher angeführten Beispiele von Prothallien betrafen solche Gefässkryptogamen, welche blos eine Art von Sporen hervorbringen. Aus diesen Sporen entstanden zumeist zwitterige Prothallien; lediglich bei den Schachtelhalmen haben wir die Differenzierung von männlichen und weiblichen Prothallien beobachtet. Einen weiteren Schritt in dieser Richtung sehen wir bei jenen Gefässkryptogamen, welche zweierlei Sporen bilden: grosse und kleine (Makro- und Mikrosporen), weshalb sie als heterospore Gefässkryptogamen bezeichnet werden. Hier gilt die Regel, dass aus den Mikrosporen ausschliesslich männliche und aus den Makrosporen lediglich weibliche Prothallien entspriessen. Es ist also in den Sporen selbst schon das Geschlecht der Prothallien vorausbestimmt.

Bei alledem können wir bei sämtlichen Typen der heterosporen Gefässkryptogamen eine Reduktion der Prothallien verfolgen, welche so weit geht, dass sich schliesslich aus der Mikrospore direkt blos ein Antheridium mit dem Rudimente einer einzigen Prothalliumszelle bildet und aus der Makrospore kein grünes oder knollenförmiges Prothallium hervorwächst, indem sich der Inhalt der Makrospore in ein, in die Membran derselben eingeschlossenes Gewebe teilt, in welchem zuletzt ein Archegonium entsteht.

Mit der Generationsteilung in den Sporen hängt also das Verschwinden der geschlechtlichen Generation zusammen und die ungeschlechtliche Generation bereitet sich so zur Übernahme der geschlechtlichen Funktion vor.

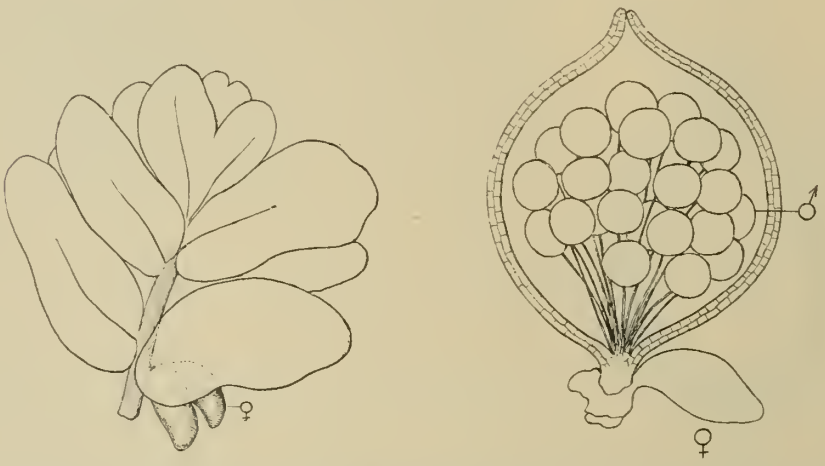


Fig. 100. **Azolla**. Stammteil mit zwei Makrosporokarpien. Rechts vergrössertes Sporocarpium im Durchschnitt mit zahlreichen Mikrosporangien und mit einem Makrosporocarpium. (Nach Strasburger.)

Im Folgenden wollen wir nur in Kürze die Verhältnisse der Prothallien an den Gattungen: *Salvinia*, *Azolla*, *Marsilia*, *Pilularia*, *Selaginella* und *Isoëtes* auseinandersetzen.

Die Sporokarpien (Sporenfrüchte) der Gattung *Salvinia* (Fig. 99) sind kugelig und sitzen zwischen den Wurzelfäden, in welche sich ein Blatt umgewandelt hat. Einige von ihnen enthalten blos Mikrosporangien, andere blos Makrosporangien. Die Mikrosporen in den Mikrosporangien bleiben verschlossen und fallen nicht heraus, keimen also allesamt aus einem Sporangium. Das herausgekeimte Hörnchen enthält an der Basis eine sterile kleine Zelle (rh), die sogenannte Rhizoidzelle, dann eine grosse Zelle (a), ferner am Ende einige, ungleich grosse Zellen, von denen manche steril bleiben (W), andere wieder Spermatozoiden (sp), etwa 6 an der Zahl, bilden.

Hier stellen uns also die Zellen *a*, *rh* das Rudiment des Prothalliums, die sterilen Zellen *W* die Wände des Antheridiums vor.

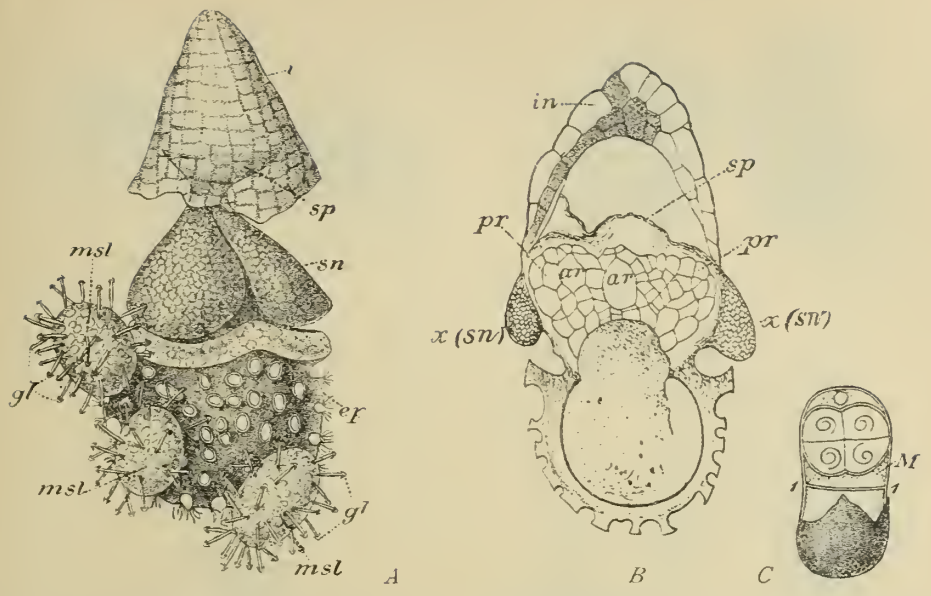


Fig. 101. **Azolla filiculoides.** A) Makrospore, oben im Reste des Indusiums (i) hängend, sp) Restteil der Sporangiumwand, sw) Schwimmapparat, ep) Episporium, msl) die Massulae. (Nach Strasburger.) B) Keimende Makrospore im Durchschnitt; pr) Prothallium, x) die Schwimmkörper, welche durch das Wachstum des Prothalliums auseinandergetrieben sind, ar) Archegonien, in) Indusium. C) Keimende Mikrospore: M) sterile Zellen, s) Spermatozoidenzellen. (B nach Campbell, C nach Belajeff.)

Das Makrosporangium enthält eine einzige Makrospore, welche durch die Membran des Sporangiums verschlossen bleibt. In ihrer unteren Partie ist die Makrospore mit einem sehr verdickten Episporium umhüllt. Beim Keimen reisst das harte Episporium und bildet dann die innere Makrosporiumzelle ein kleines Prothallium in Gestalt eines Schildchens, welches in dauernder Verbindung mit der Spore verharrt. Im Prothallium bilden sich sodann die normalen Archegonien. Hier ist also zwar das Prothallium noch ausgebildet, es ist aber ganz klein (kleiner noch als die Makrospore) und bleibt dasselbe mit der Makrospore in dauernder Verbindung.

Bei der Gattung *Azolla* sitzen die Sporokarpien gruppenweise an der Unterseite hinter den unteren membranartigen Blattlappen und zwar einesteils grössere mit zahlreichen Mikrosporangien, andernteils kleinere, eine einzige Makrospore enthaltende (Fig. 100). Die Mikrospore teilt sich zunächst in einige Zellenkomplexe, welche heraustreten und auf dem Wasser schwimmen (massulae). Sie sind auf der Oberfläche mit hackigen Stacheln versehen, vermittelst welcher sie sich an die keimende Makrospore anheften. (Fig. 101). Die darin enthaltenen Mikrosporen keimen wiederum zu einem ähnlichen, rudimentären Prothallium auf mit einem einzigen 8 Spermatozoiden enthaltenden Antheridium (Fig. 101) auf.

Die Entwickelung der Makrospore beim Keimen ist einigermassen kompliziert. Die harte Episporiumschicht bildet besondere, gitterförmige

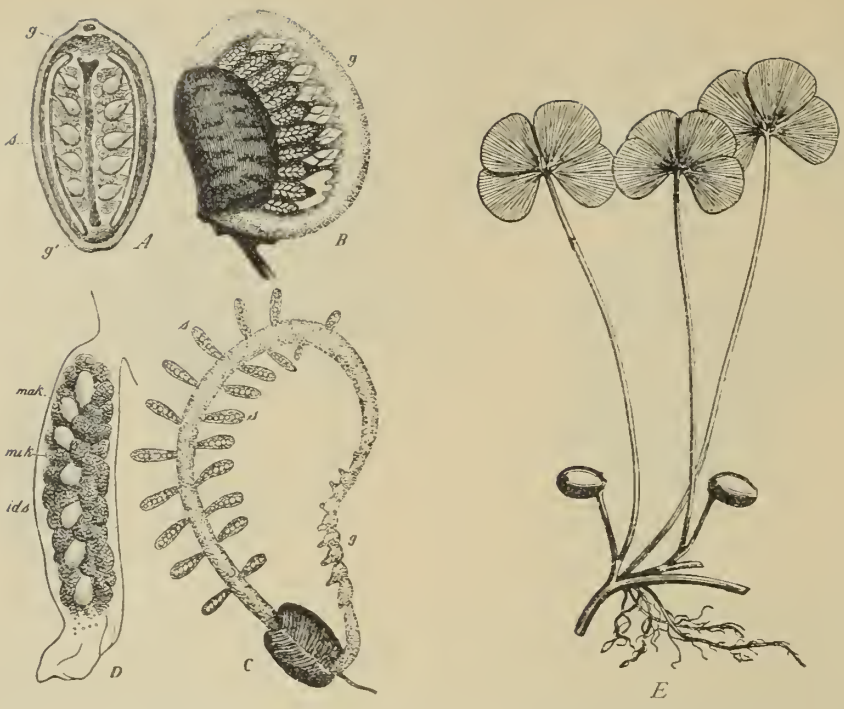


Fig. 102. **Marsilia salvatrix.** A) Querschnitt der reifen Frucht, B) gequollene und geöffnete Frucht mit austretendem Gallertringe, C) vollständig entleerte Frucht in nat. Gr., D) ein Sack mit Makro- und Mikrosporangien. (Nach Hanstein.) E) Ganze Pflanze (verkl.) mit 2 Sporokarpien.

Höhlungen, an denen sich die »massulae« anheften. Der Überrest der Sporokarpiumwand bildet oben einen Helm, unterhalb dessen 3 blasenähnliche, aus einem Teile der Makrospore gebildete Zellkörper im Wasser schwimmen. Die Makrospore keimt dann zu einem unbedeutenden, fast kugeligen Prothallium mit einem oder mehreren Archegonien (Fig. 101) auf.

In der Wesenheit sind also die Kopulationsverhältnisse bei Azolla ähnlich wie bei Salvinia.

Die Sporokarpien der Gattung *Marsilia* (Fig. 102) sind ellipsoidisch, gross, auf Stielen an der Basis der Blattstiele sitzend. Ihre Einrichtung ist ziemlich kompliziert. Sie sind aus zwei Klappen zusammengesetzt, oberhalb deren sich ein Streifen festen Gewebes mit Gefässbündeln hinzieht. Die Makro- und Mikrosporangien sitzen in besonderen, sacktörmigen Hohlräumen in zwei Reihen an der Seite beider Klappen. Zur Reifezeit zieht sich der erwähnte feste Gewebestreifen wie eine lange Schnur aus den beiden Klappen heraus, indem er längliche Säcke mit Sporangien trägt. Die Mikrosporen keimen eigentlich gar nicht, sondern werfen blos die äussere, feste Membran ab, worauf sich der innere Inhalt mit einer zarteren Membran umgibt und sich sofort, — ähnlich wie bei den schon angeführten Gattungen — in Zellen zu teilen beginnt.

Die keimende Makrospore bildet ein kleines becherförmiges, an der Basis mit fadenförmigen Rhizoiden bewachsenes Prothallium, welches gleichfalls lange mit der Makrospore in Verbindung verharrt. Im Prothallium sitzt innerlich an der Basis ein einziges Archegonium.

Die Gattung *Pilularia* (Fig. 103) stimmt in jeder Beziehung mit *Marsilia* überein; nur sind die dicht an der Basis der Blattstiele sitzenden Sporokarpien vierfächerig, die Fächer selbst tragen an den Wandplacenten zahlreiche Makro- und Mikrosporangien.

Bei der Gattung *Selaginella* sitzen die Makro- und Mikrosporangien einzeln in den Blattwinkeln, indem sie ein zusammenhängendes Sporenährchen bilden. In der oberen Partie sind die Mikro-, in der unteren die Makrosporangien; die Ersteren enthalten zahlreiche Mikrosporen, die Letzteren blos 4 grosse tetraëdrische Makrosporen.

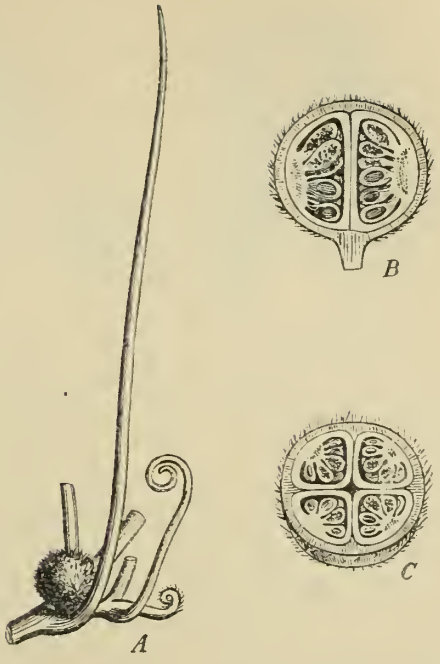


Fig. 103. **Pilularia.** A) Rhizomteil mit einem Sporocarpium, B, C) Sporocarpium im Durchschnitt. (Nach Maout.)

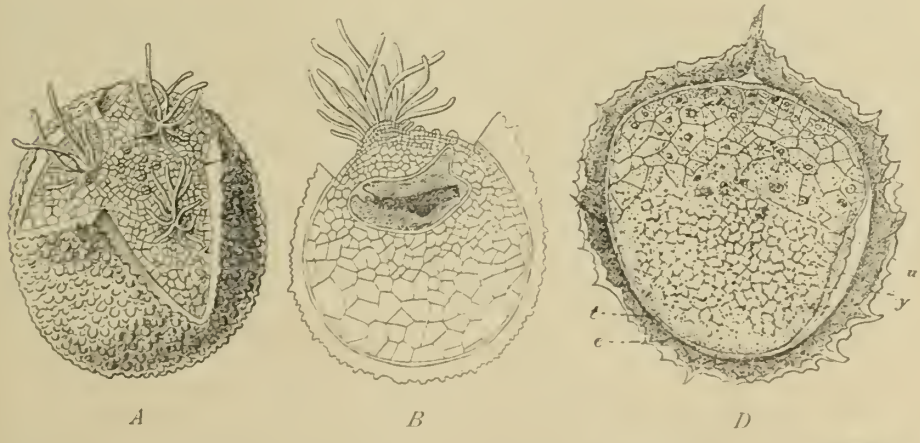


Fig. 104. **Selaginella selaginoides.** A) Aufgesprungene Makrospore mit 3 Rhizoidengruppen, B) Längsschnitt derselben Makrospore, das Endosperm umschliesst einen in der Entwickelung begriffenen Embryo. (Nach Bruchmann.) — **Selaginella Kraussiana.** C) Keimende Makrospore, D) keimende Makrospore (S. Martensii), u grosse Zellkerne, y) das Plasma teilt sich in Endospermzellen. (Nach Heinsen.)

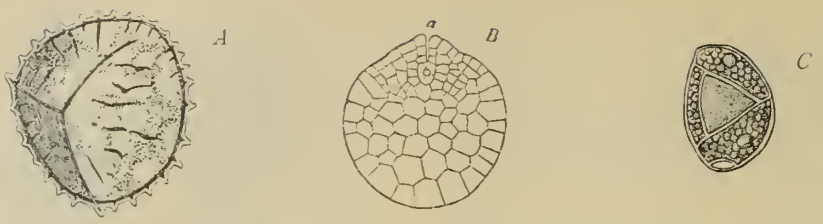


Fig. 105. **Isoëtes lacustris.** A) Makrospore, B) inneres Endosperm mit einem Archegonium (a). C) keimende Mikrospore. (A, B nach Hofmeister, C nach Belajeff.)

Die Reduktion des Prothalliums bei dieser Art geht so weit, dass bereits weder die Mikro- noch die Makrospore zu einem Prothallium aufkeimt, sondern der Inhalt beider im Inneren der Sporenhaut sich blos teilt. Es trennt sich ähnlich bei der Mikrospore vorerst ein steriles Rhizoidenzellchen (Fig. 104) ab; sodann teilt sich — verschiedenartig, je nach den Gattungen — der weitere Zelleninhalt und aus einigen Zellen entwickeln sich die Spermatozoiden.

Die Makrospore ist mit einer äusseren harten, festen, exosporigen und einer inneren, zarteren endosporigen Membran umgeben. Zur Reifezeit teilt sich der Inhalt in zahlreiche Kerne und am oberen Pole entstehen kleine Zellen, welche sodann zum unteren Pole fortschreiten und immer grösser werden (Fig. 104). Das äussere Exosporium platzt hiebei oben mit 3 Lappen, aber der Inhalt tritt nicht heraus. Blos an 3 Stellen wachsen Büschel von Haarwurzeln. Die Archegonien sind am oberen Pole eingefügt und der befruchtete und entwickelte Embryo dringt dann tief in das Gewebe der Makrospore ein (Fig. 104).

Die monotypische, jetzt lebende Gattung *Isoëtes* hat in der Höhlung der Blattbasis kammerförmige Sporangien und zwar Mikrosporangien an den inneren, Makrosporangien an den äusseren Blättern. Das Keimen der Mikro- und Makrosporen (Fig. 105) ist dem bei *Selaginella* schon beschriebenen sehr ähnlich. Die Mikrospore segmentiert abermals eine sterile Zelle ab; der übrige Inhalt teilt sich in mehrere Zellen, von denen die vier inneren 4 Spermatozoiden bilden. Die tetraëdrische Makrospore hat ein stachliges, hartes Exosporium, welches zur Reifezeit an den Kanten platzt. Der ganze Endosporiuminhalt zerteilt sich in Gewebe, welches am oberen Ende ein einziges Archegonium trägt.

b) Archegonien und Antheridien.

Die Zusammensetzung der Antheridien und Archegonien ist im Ganzen und Grossen bei allen Gefässkryptogamen gleichartig. Die Antheridien sind entweder teilweise oder ganz in das Prothallium versenkt oder als kugeliges Höckerchen an demselben befestigt. Die Wand ist bald ein-,

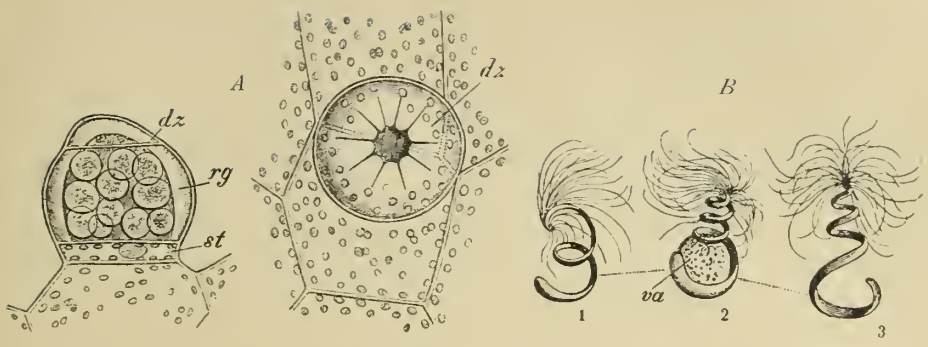


Fig. 106. **Aneimia hirta.** A) Antheridium mit Spermatozoidenzellen, dz) Deckzelle, st) Stielzelle. — B) Spermatozoiden von Pteris aquilina (1) und Gymnogramme sulfurea (2, 3). (Nach Sadebeck.)

bald zweischichtig. Sie öffnen sich am Ende in verschiedener Weise, indem sie bewegliche, bewimperte Spermatozoiden herauslassen (Fig. 106).

Die Spermatozoiden sind je nach der Verwandtschaft verschiedenartig ausgestattet, bald mit zahlreichen, bald nur mit 2 Cilien. Zwei Cilien haben blos die *Lycopodiaceen* und *Selaginellaceen*. Die übrigen Gefässkryptogamen haben zahlreiche Cilien. Darin erblickt Goebel einen wichtigen Unterschied, indem er darauf hinweist, dass auch die Spermatozoiden der Cycadeen und Ginkgaceen viele Cilien haben. Es ist nun zwar richtig, dass ganze Gruppen der Gefässkryptogamen einen bestimmten Typus der Spermatozoiden haben und wurde dies von uns auch schon bei den Thallophyten und Muscineen beobachtet. Allein zugleich haben wir bei den Lagerpflanzen die Beobachtung machen können, dass bei einer und derselben Gattung verschiedene Formen der bewimperten Zoosporen, Gameten und männlichen Zellen vorkommen. Treub illustriert in seiner Arbeit über *Lycopodium cernuum* besondere Spermatozoidenformen, welche vier Cilien haben. Hieraus ist zu entnehmen, dass die Bewimperung und Form der Spermatozoiden kein verlässliches systematisches oder phylogenetisches Kriterium in dieser Beziehung abgeben kann.

Die Spermatozoiden der Farne sind bandförmig, spiralig gedreht, an der Spitze mit einem Cilienbüschel versehen (Fig. 106). Manchmal haftet an dem verdickten Anfang der kugelige Rest des Plasmas.

Die Spermatozoiden der Marsilia sind sehr langgeschwänzt und mehrfach spiralig gedreht, am Ende reichlich gewimpert.

Eine eigentümliche Gestalt haben die Spermatozoiden der Schachtelhalme. Sie sind breit-bandförmig, nur zweimal gedreht und am Rande mit zahlreichen Wimpern versehen. An dem verdickten Ende haftet ein Plasmarest (Fig. 107).

Die Spermatozoiden der Gattung *Isoëtes* sind nur wenig spiralig gedreht und haben am Ende zahlreiche lange Wimpern (Fig. 107).

Die Spermatozoiden der Gattungen *Lycopodium* und *Selaginella* sind mehr oder weniger in die Länge gezogen, nicht gedreht; am Ende haben sie blos 2 lange Wimpern.

Die Zusammensetzung des Archegoniums ist bei allen Gefässkryptogamen von derselben Beschaffenheit, wie wir dieselbe bereits bei den Muscineen kennen gelernt haben. Es ist mehr oder weniger in das Prothallium eingebettet, oben mit 4 Reihen Halszellen versehen, worunter im Inneren sich eine Reihe von Kanalzellen befinden (manchmal auch nur eine einzige), welche sich später auflösen. An der Basis des Kanals befindet sich ebenfalls eine Bauchzelle und unter derselben eine Eizelle (Fig. 108).

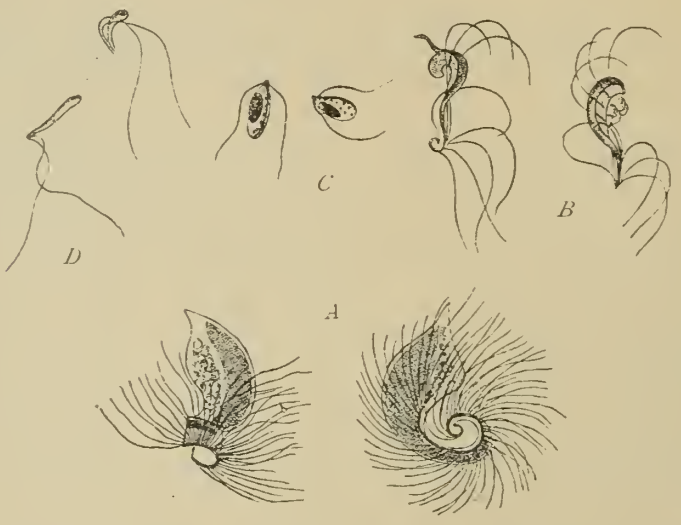


Fig. 107. Übersicht der Spermatozoiden der Gefässkryptogamen. A) Spermatozoiden von **Equisetum arvense**, B) von **Isoëtes setaceum** (nach Belaj.), C) **Lycopodium clavatum** (nach Bruchm.), D) von **Selaginella cuspidata** (nach Belaj.).

Die Bedeutung und Auslegung der Antheridien und Archegonien bei den Gefässkryptogamen ist also dieselbe wie bei den Muscineen und lässt sich in der Wesenheit auch noch bei den Gymnospermen verfolgen.

c) Vergleichung der Prothallien und Kopulationsorgane bei den Gefässkryptogamen mit den Kopulationsprozessen bei den Phanerogamen.

Die Entwickelung der Sporen, Makro- und Mikrosporen bei den Gefässkryptogamen — von den Farnen beginnend und mit der Gattung Isoëtes abschliessend — bietet uns einen Schlüssel zum Verständnisse der Kopulationsprozesse bei den Phanerogamen. Diese Vergleichung hat zuerst Hofmeister entworfen und man kann Sachs nur zustimmen, wenn er die einschlägigen Gedanken für die genialste Errungenschaft der

vergleichenden Morphologie erklärt hat. Wir halten dafür, dass zur Vergleichung der Kopulationsorgane dieser beiden Pflanzengruppen hier der passendere Ort ist, als im allgemeinen, die Phanerogamen behandelnden Teile, wofür erst der dritte Band unseres Werkes bestimmt ist.

Zur Vergleichung haben wir als Repräsentanten das Pollenkorn der Gattungen *Juniperus*, *Ginkgo*, *Ceratozamia*, dann das Fruchtblatt der Gattung *Cycas*, das Eichen derselben Gattung und ein schematisches Bild der Blüte einer Angiosperme mit Staubgefässen und dem zugehörigen Fruchtknoten gewählt.

Die Pollenkörner der Phanerogamen als einfache Zellen gleichen den Mikrosporen der Gefässkryptogamen. Ihre Keimung geht in ganz ähnlicher Weise vor sich wie die Keimung der Mikrosporen. Schon Juranyi hat das Keimen des Pollenkornes von *Cerato-*

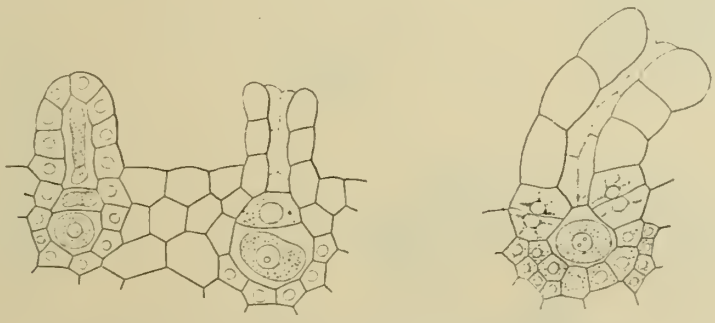


Fig. 108. Die Archegonien von **Asplenium septentrionale** und **Pteris serrulata**. (Nach Hofmeister.)

zamia richtig gezeichnet (Fig. 109). Es bilden sich zunächst innerlich an der Wand der Intine 3 kleinere Zellchen, während die eigentliche grosse Zelle (a) zu einem grossen Sack aufkeimt. Nach den neuesten Beobachtungen Ikenos trennt sich dann von jenen 3 Zellchen das letzte, worauf es in den Pollensack herunterwandert, wo es sich in zwei gewimperte und bewegliche Zellchen — also wahre Spermatozoiden — teilt.*) Die Spermatozoiden dringen dann in die Mikropyle ein, um die Befruchtung zu bewirken.

Ähnliche Spermatozoiden hat Miyake im Pollensack der Gattung *Ginkgo* beobachtet (Fig. 109). Nach neueren Arbeiten Belajeffs, Stras-

*) Wir haben absichtlich die alte Abbildung Juranyis (aus dem J. 1870) reproduziert, da wir aus derselben am besten ersehen, dass dieser Autor der eigentliche Entdecker der Spermatozoiden ist. Er beging nur den Irrtum, dass er an der Fig. 109 die Zellchen *b* als 2 Nukleen bezeichnete. Aber ganz richtig erblicken wir an derselben Abbildung, dass von 3 Zellen *b* (Fig. 109) blos zwei übrig geblieben sind! Übrigens hat schon Hofmeister (Vergl. Untersuchungen) gesagt, dass im Pollensacke der Gymnospermen freie, kleine Zellen vorkommen, deren Bedeutung er freilich nicht begriffen hat.

burgers, Coulters und Chamberlains kommt eine ähnliche Erscheinung in den Pollensäcken sämtlicher Coniferen vor. Auch hier (siehe Fig. 109) bilden sich sterile Zellen, von denen die letzte sich abtrennt und in den Pollensack herabwandert; dort teilt sie sich in zwei kleine Zellen, welche, wie früher die Spermatozoiden, die Befruchtung der Archegonien bewirken.

Diese abgeteilten kleinen Zellen im Pollensacke der Gymnospermen sind nichts anderes als ein Rudiment der Prothalliumzellen, welche wir an den Mikrosporen teils als Rhizoidzellen, teils als sterile Antheridienzellen bezeichnet haben (Fig. 99, 101, 105). Die Zelle *b* auf der Abbildung der Ceratozamia und des Wachholders stellt uns das rudimentäre Antheridium dar. Die übrigen Zellchen im Pollenkorne sind ohne Funktion.

Auch in den Pollenkörnern der Angiospermen kann man häufig Prothalliumzellen beobachten, welche aber bald verschwinden.

Daraus aber, dass bei den Angiospermen sich überhaupt keine Spermatozoidenzellen bilden, geht hervor, dass diese Funktion von dem Pollensacke übernommen worden ist, so dass die letzte Form der männlichen Geschlechtsgeneration von der einzelnen Pollenzelle dargestellt wird, welche sich im Gewebe der Staubgefässe bildet. Das Staubgefäss ist ein verwandeltes Blatt, also ein Glied oder Anaphyt, welches auf derselben Stufe steht, wie das Sporogonium der Laubmoose. Es hat also hier das Sporogonium — Anaphyt — Blatt die geschlechtliche Funktion der ersten Generation übernommen.

Auch das weibliche Prothallium wird bei den heterosporen Kryptogamen immer kleiner und kleiner, bis es gänzlich verschwindet. Bei den Gattungen *Salvinia, Azolla, Marsilia* und *Pilularia* ist es zwar noch entwickelt, es sitzt aber wie ein Anhängsel an der Makrospore. Bei den Gattungen *Selaginella* und *Isoëtes* endlich verschwindet es gänzlich. Statt dessen teilt sich blos der Inhalt der Makrospore in ein Zellgewebe. Es ist also hier dieses Zellgewebe gewissermassen eine andere Form des weiblichen Prothalliums. In ihm bildet sich dann das Archegonium als weibliches Kopulationsorgan.

Vergleichen wir nun damit das weibliche Kopulationsorgan der Gymnospermen, deren Vertreter uns hier das Eichen der Gattung *Cycas* sein möge. Ein solches Eichen besteht aus einer einfachen Hülle (dem sogenannten Integumente), welche am oberen Ende eine Öffnung besitzt — die sog. Mikropyle (Fig. 109). Im Inneren befindet sich ein runder, massiver Nucellus (n), in welchem sich bald ein Embryosack differenziert hat, welcher schliesslich den grössten Teil des Nucellus einnimmt. Schon vor der Kopulation verwandelt sich der Inhalt des Embryosacks in ein Zellgewebe, in welchem unter der Mikropyle am oberen Pole ein oder mehrere Archegonien sich bilden, welche früher Corpuscula genannt wurden. Diese Archegonien setzen sich in der Wesenheit bei den Gymnospermen aus denselben Bestandteilen zusammen, wie die Archegonien der Gefässkryptogamen.

Fig. 109 A, B, C) **Ceratozamia longifolia**. A. B) Im Pollenkorn entwickeln sich drei Seitenzellen (b), C) Pollenkorn treibt einen Pollenschlauch mit zwei kleinen freien Zellen. (Nach Juranyi.) – D) **Ginkgo biloba**. Pollenschlauch mit zwei Spermatozoiden. (Nach Miyake.) – E) **Zamia muricata** (rechts), eine Spermatozoidenzelle. (Nach Weber.) – F) Pollenschlauch von **Juniperus**; von den oberen zwei Zellen (b) trennt sich die untere und wandert nach unten, wo sie sich in zwei kleine Zellen (a) teilt. – J) **Cycas revoluta** Ein Fruchtblatt mit seitlichen Eichen. – K) **C. circinalis**. Eichen im Längsschnitt. n) Nucellus, e) Embryosack (A) nach Sachs, B) nach Warming.) – L) Schema einer Angiospermblüte. a) Querschnitt einer Anthere, b) der Länge nach aufgesprungene Anthere, c) Staubfaden, d) Perigon, e) Blütendrüse als Nektarium, f) Fruchtknoten, g) Griffel, h) Narbe, i) keimende Pollenkörner, k, l, m) Pollenschlauch in die Mikropyle vordringend, n) Funiculus, o) Chalaza, p, q) Integumente, s) Nucellus, t) Embryosack, u) Antipoden, v) Gehilfinnen, z) Eizelle. (Nach Sachs.)

Es bedarf keines besonderen Scharfsinnes, um die auffallende Kongruenz in der Zusammensetzung des Cycaseichens mit der Makrospore von Selaginella zu erkennen. So, wie in der Makrospore von Selaginella sich der Inhalt in Gewebe teilt, so teilt sich hier im Embryosack dessen Inhalt in Gewebe, welches hier Endosperm (Nährgewebe) genannt wird. So, wie in dem geteilten Gewebe der Makrospore sich am oberen Pole ein Archegonium bildete, hat sich auch hier ein Archegonium am oberen Pole des Endosperms entwickelt. Die Makrospore gleicht also dem Embryosack und später dem Endosperm.

Wie bei Selaginella dringt der angelegte Embryo von Cycas tief in das entwickelte Endosperm ein.

Die Makrospore selbst (oder auch mehrere derselben) befindet sich im Makrosporangium eingeschlossen. Der Embryosack bildet sich im Nucellus. Sonach gleicht das Makrosporangium dem Nucellus.

Wenn wir in Erwägung ziehen, dass das Eichen der Phanerogamen sich uns lediglich nur als ein Abschnitt des Fruchtblattes*) oder Blattes darstellt, auf welchem der Nucellus als Emergenz sitzt (in wirklichen Abnormfällen), so gelangen wir zu der Erkenntnis, dass auch auf diesem Wege die Identität des Nucellus mit dem Makrosporangium bestätigt wird, welch' Letzteres nichts Anderes ist, als eine Emergenz auf dem Blatte der Selaginella und überhaupt aller Gefässkryptogamen.

Der Nucellus ist mit einer Hülle ungeben, welche Integument genannt wird. Dieses Integument kann in anderen Fällen auch doppelt sein. Die Makrosporangien sitzen nicht immer frei an den Blättern der Gefässkryptogamen wie bei den Selaginellen, sondern pflegen noch überdies mit einer vielzelligen Hülle umgeben zu sein, welche ein zusammengesetztes Gebilde (Sporokarpium) darstellt, so bei den Gattungen *Salvinia, Azolla, Marsilia* und *Pilularia*. Diese Sporokarpien sitzen an der Basis der Blattstiele und sind deutliche Bestandteile des Blattes selbst, beziehungsweise Abschnitte derselben. Demzufolge gleicht das weibliche Sporokarpium der heterosporen Gefässkryptogamen dem ganzen Eichen der Phanerogamen und die Wände der Sporokarpien dem Integument des Eichens. Am schönsten tritt dieser Vergleich bei der Gattung *Azolla* hervor, wo im Sporokarpium eine einzige Makrospore sich vorfindet.

Prächtig bestätigt sehen wir diese Theorie bei der Gattung *Cycas*, wo das flache Fruchtblatt (Fig. 109) in Abschnitte geteilt ist, welche in der unteren Partie in Eichen umgewandelt sind! Dieses einzige Beispiel an und für sich genügt zu der Erkenntnis, dass das Eichen ein Abschnitt des Fruchtblattes ist. Es ist demnach wahrlich nicht zu begreifen, dass

*) Auf Grundlage der Ovulartheorie Brongniarts, welche ausser Anderen am eindringlichsten von Čelakovský verteidigt wurde, wozu ich selbst auch mit einer Arbeit beigetragen habe.

es noch heutzutage so viele Botaniker geben kann, welche von dieser so unzweifelhaften Bedeutung des Eichens noch nicht überzeugt sind.*)

In der Abteilung der Angiospermen schwindet die Form der Archegonien und der Makrospore noch mehr. Der Pollensack ist hier zwar noch geradeso im Nucellus angelegt, wie bei den Gymnospermen, aber sein Inhalt fängt an sich erst nach vollbrachter Befruchtung der Eizelle in ein Endosperm zu teilen. Statt der Archegonien haben wir dann im Pollensacke drei einfache Zellen am oberen Pole unter der Mikropyle. Die Entstehung dieser Zellen vollzog sich auch auf eine andere Weise als die Entstehung der Archegonien (was übrigens für den Morphologen nicht von grosser Bedeutung wäre). Zwei von ihnen (die sogenannten Gehilfinnen oder Synergiden) empfangen die Befruchtung aus dem Pollensack, bilden aber selbst keinen Embryo, sondern übertragen die Befruchtung auf eine dritte Zelle (Eizelle), welche sich in einen Embryo zu segmentieren beginnt.

Übrigens hat das Eichen und der Fruchtknoten als Fruchtblatt der Angiospermen eine ähnliche Zusammensetzung und Bedeutung wie bei den Gymnospermen. Vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie ist die Bedeutung der Synergiden und Eizelle einigermassen unklar, denn ein gegenseitiges Verhältnis lässt sich nicht gut auf die Form des Archegoniums der Gymnospermen übertragen. Hoffentlich werden in der Zukunft noch Übergangsformen gefunden werden, welche uns diesen Gegenstand aufklären werden. Vielleicht haben hier die Synergiden die Bedeutung der Kanal- und Bauchzellen im Archegonium. Es geht auch nicht gut an das Verhältnis der Synergiden zur Eizelle mit der Kopulation bei den Rhodophyceen, wo ebenfalls die Wirkungen der Kopulation auf andere Zellen übertragen werden, zu vergleichen.

Aus dem Gesagten haben wir erkannt, wie bei den Phanerogamen das weibliche Prothallium als geschlechtliche Generation verschwunden ist. Die Funktion dieser Generation hat das Fruchtblatt übernommen, welches die Eizelle direkt produziert und so selbst geschlechtlich ist. Das Fruchtblatt und Staubgefäss sind blos Anaphytglieder der zusammengesetzten Blüte, in welcher die übrigen Glieder (das Perigon) steril geblieben sind, indem sie mechanischen Zwecken dienstbar sind. Die Blüte ist in der Wesenheit dasselbe, wie die Achse des Farns *Struthiopteris*, welche abwechselnd einen Cyklus steriler und sporentragender Blätter trägt. Ein Unterschied äussert sich blos darin, dass die sporentragenden (fruchtenden) Blätter in der Blüte (Staubgefässe und Fruchtblätter) gleichzeitig Sporen und Embryonen (Keimsäcke und in denselben Embryonen) hervorbringen.

Die Ursache, warum die Prothalliengeneration bei den Phanerogamen verschwunden ist und warum sich bei ihnen keine beweglichen Spermatozoiden bilden, ist leicht zu finden. Die Phanerogamen sind ausnahmslos

*) Über dieses Thema wird allerdings noch viel eingehender im III. Teile, im Kapitel über die Fruchtblätter und Eichen überhaupt gehandelt werden

terrestre, auf die Luft angewiesene Pflanzen (auch die Wasserpflanzen verrichten ihre Kopulation oberhalb des Wassers). Ihre Kopulation findet immer nur in der Luft statt, weshalb die Existenz von Prothallien mit beweglichen Spermatozoiden, welche auf das Wasser als Transportmittel angewiesen sind, bei ihnen unmöglich wäre.

Es ist also die Entwickelung der Blüte vom phylogenetischen Standpunkte aus bei den Phanerogamen ein notwendiges Resultat der Lebensbedingungen, unter denen sich der Typus der Phanerogamen auf dem festen und trockenen Erdboden ausgebildet hat.

d) Die ungeschlechtliche Vermehrung der Prothallien.

Wir haben bereits erwähnt, dass manche Farnprothallien sich durch junge Sprosse aus alten Vorkeimsteilen erneuern und auf diese Art perennieren können. Bei den Bärlappen ist diese Erscheinung eine seltene; insbesondere bei *Lycopodium inundatum* wurde es beobachtet, dass von jedem abgebrochenen Stückchen des Oberteils eines Prothalliums wieder neue Prothallien hervorgewachsen sind. Bei den Schachtelhalmen wurde eine solche Erscheinung bisher nicht beobachtet.

Neben dieser Vermehrungsart kommen an den Prothallien noch besondere Brutkörperchen vor, welche aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt und von verschiedener Gestalt, gewöhnlich kugelig oder elliptisch sind, jedoch keine Lappen oder anderweitig differenzierte Organe aufweisen. Sie fallen von ihren Stielen leicht ab und können zu neuen Prothallien aufwachsen. Treub hat ähnliche Brutkörper an den Prothallien von *Lycopodium Phlegmaria* beobachtet. Häufig kommen sie nach Goebel auch an den verzweigten Prothallien der Gattungen *Trichomanes* und *Hymenophyllum*, endlich bei Gattungen der Familie der *Vittariaceen* vor.

Ob sich ähnliche Körperchen hauptsächlich an solchen Prothallien vorfinden, welche nicht geeignet sind durch Kopulation gesunde Embryonen zu erzeugen, wurde bisher nicht sichergestellt. Nur soviel ist unzweifelhaft, dass die beschriebenen Prothalliumkörperchen uns lebhaft an die vegetativen Zellkörper erinnern, welche so allgemein bei den Lebermoosen vorkommen, wodurch die Ähnlichkeit und Übereinstimmung der Prothallien mit den Lebermoosen noch mehr bestätigt wird.

e) Die Apogamie der Gefässkryptogamen.

Die *Apogamie* der Gefässkryptogamen besteht darin, dass an den Prothallien in der Regel dort, wo sich die Archegonien bilden, Höckerchen hervorwachsen, welche sich in junge Pflänzchen von derselben Gestalt, wie die durch Kopulation aus den Archegonien entstandenen umwandeln. In

solchen Fällen pflegen gewöhnlich die Archegonien unentwickelt, deformiert oder steril zu sein.

Die Apogamie wurde bisher blos an den Prothallien einiger Farne, so namentlich an den Arten: *Pteris cretica*, *Doodia caudata*, *D. aspera*, *Ceratopteris thalictroides*, *Notholaena distans*, *Aspidium falcatum*, *Aspidium Filix mas*, *Osmunda regalis* und *Todea* beobachtet. Zuerst hat sie Farlow im J. 1874 an der Art *Pteris cretica* beschrieben, an welcher, auch an den in Glashäusern unserer Gärten gepflegten Pflanzen, apogamische Prothallien eine regelmässige Erscheinung sind. Auch die Prothallien von *Notholaena distans*, *Aspidium falcatum* und *Asp. Filix mas* var. *cristatum* erzeugten überhaupt keine geschlechtlichen Embryonen, sondern blos apogamische Knospen. Diese Erscheinung ist vielen Laub- und Lebermoosen gemeinschaftlich, welche (siehe S. 117, 147) sich blos auf vegetative Weise vermehren, nachdem sie die Geschlechtlichkeit verloren haben. Wir werden später hören, dass auch bei den Phanerogamen die Apogamie in verschiedenen Formen vorkommt. Es ist dies wiederum dieselbe elementare Erscheinung im Pflanzenleben, dass eine Pflanzenart sich bemüht, auf jede mögliche Weise ihre Raçe zu erhalten.

Deshalb scheint es auch (und Goebel behauptet dies), dass apogamische Knospen an den Prothallien stets in den Fällen sich bilden, wo die Archegonien infolge von Wucherung oder aus sonst einer anderen Ursache abortiert haben oder wenn aus verschiedenem Anlasse die Kopulation der Eizelle mit dem Spermatozoid verhindert worden ist. Bei *Doodia caudata* wurde durch Versuche direkt nachgewiesen, dass, wenn man junge, geschlechtlich produzierte Pflänzchen aus dem Prothallium herausgeschnitten hat, sofort neben ihnen als Ersatz apogamische hervorgewachsen sind.

Das apogamische Pflänzchen von *Pteris cretica* ist in der Regel das einzige am Prothallium und zwar dort, wo sich das Archegonium bilden sollte. *Doodia caudata* entwickelt aber am Prothallium eine grössere Anzahl apogamischer Pflänzchen.

Die apogamischen Pflänzchen der Farne kann man als eine Art von Adventivknospen betrachten, welche blos die Eigentümlichkeit haben, dass sie sich ausschliesslich an bestimmten Stellen der Prothallien bilden. Aber auch die Adventivknospen der Farne und Phanerogamen entstehen häufig nur an bestimmten Organen.*)

Eine sehr merkwürdige Erscheinung beobachtete Lang an den Prothallien von *Aspidium spinulosum* und *Scolopendrium vulgare* var. *ramulosissimum* Woll. Hier nämlich wuchs aus dem normalen Prothallium im Aus-

*) Die *Apogamie* der Farne hat nichts Gemeinsames mit der *Parthenogenese*, welche eine Entwickelung des Embryos aus der Eizelle im Archegonium ohne vorangegangene Befruchtung zur Voraussetzung hat. Eine wahre Parthenogenese führt Shaw bei der Art Marsilia Drummondii R. Br. an, welche er in diesem Falle durch besondere Versuche nachgewiesen hat.

schnitte zwischen beiden Lappen (wo die Archegonien zu sein pflegen) ein neuer Prothalliumlappen und an diesem in einigen Fällen noch ein gestielter Fortsatz, auf welchem ebensowie auf dem mittleren Lappen Sporangien hervorsprossten, deren Sporen allerdings nicht zur vollkommenen Reife gelangten. Sowohl in dem Lappen als auch in dem gestielten Fortsatze verliefen Tracheidenstreifen. An dem Fortsatz zeigten sich ausserdem normal entwickelte Archegonien und Antheridien.

Diese Erscheinung ist sehr bedeutsam, denn wir ersehen in derselben eine Verkürzung der ungeschlechtlichen Generation auf die Bildung eines blossen Prothalliumlappens mit einem Gefässbündel. Hier ist also eigentlich die ungeschlechtliche Generation gänzlich entfallen und die Sporen bilden sich ohne Kopulation auf dem Lager wie z. B. die Tetrasporen in den Lagern der Rhodophyceen. Es ist dies also eine atavistische Erscheinung. Wie bei den heterosporen Gefässkryptogamen die kryptogamische Geschlechtsgeneration schwindet und ihre Funktion von der phanerogamischen, ungeschlechtlichen Generation übernommen wird, so erfolgt hier in Langs Fall das gerade Gegenteil davon.

Ausserdem ist dieser Fall auch in der Richtung belehrend, dass wir neuerdings sehen, wie leicht und plötzlich an einer Pflanze ein morphologischer Fall zum Vorschein kommen kann, der, wenn er dauernd und vererblich werden würde, sehr leicht zur Entstehung eines neuen Pflanzentypus den Ursprung geben könnte. Es ist dies also der Fall einer Mutation.

Einen eigentümlichen Fall der Apogamie beschreiben auch Hofmeister und Berggren bei *Notochlaena distans* R. Br., wo aus dem Prothallium im Einschnitte ein neues Prothallium herauswächst, aus dem Ausschnitte des Letzteren abermals eines u. s. w., bis schliesslich aus dem letzten die apogamische Pflanze hervorspriesst.

Auch an den gemeinen Arten *Isoëtes lacustris* und *echinosperma* wurde zu wiederholten malen Apogamie beobachtet. Überhaupt wächst hier an Stelle des Sporangiums am Blatte, dort, wo sich das Sporangium bilden soll, eine Knospe, welche sich zu einer neuen Pflanze ausbildet. Goebel hat gefunden, dass an einzelnen Fundorten die Mutterpflanze eine Menge solcher Adventivknospen bildet und dass die Fortpflanzung nur auf diese Weise stattfindet.

f) Die Aposporie der Farne.

Die Aposporie der Farne besteht darin, dass auf den Blättern, am häufigsten dort, wo sich die Sporangien bilden sollen, Prothallien sich entwickeln und die Sporangien verkümmern. Sie entstehen häufig an der Wand des Sporangiums selbst oder auf dessen Stiel. Solche Prothallien sind ganz normal, ja sie tragen auch Archegonien und Antheridien. Sie wurden zuerst von Druery i. J. 1885 an dem gemeinen Farne *Athyrium Filix femina* var. *clarissima* Jones beobachtet. Seit dieser Zeit wurden

ähnliche Prothallien an sehr verschiedenen Farnen gefunden, so dass sie eine sehr häufige Erscheinung zu sein scheinen. Sie kommen ebenfalls an den Blattspitzen, gewöhnlich dort vor, wo die Blattadern endigen. Aber auch an den Blatträndern hat man sie schon beobachtet. Ja, an jungen Pflänzchen von *Aspidium Filix mas* var. *cristatum* erscheinen sie manchmal in grosser Menge auf der ganzen Blattfläche. Hie und da geschieht es, dass solche Prothallien (so z. B. bei *Trichomanes alatum*) gleich an ihren Spitzen gestielte Vermehrungskörperchen bilden.

Die Bildung von asposporischen Prothallien kann man sich als eine Art von Adventivauswüchsen erklären. Dies würde auch durch den Umstand bestätigt werden, dass manchmal in den Soren statt Sporangien neben den normalen, entwickelten Sporangien sich direkt Adventivknospen bilden, aus denen die junge Pflanze aufwächst. Hier wäre also die Aposporie mit der Apogamie verbunden.

Im Ganzen hängt in biologischer Beziehung die Aposporie und Apogamie mit einer, bei den Farnen allgemeinen Erscheinung zusammen, nämlich mit der ungewöhnlich leichten Bildung von Adventivknospen an jedem beliebigen Pflanzenteile. Wenn sich an dem Farnblatt eine junge Pflanze (also ein Embryo ohne Kopulation) entwickeln kann, so darf es nicht Wunder nehmen, dass sich an ihm ein Prothallium zu bilden vermag, welches apogamisch eine ähnliche junge Pflanze zu erzeugen imstande ist. Es ist derselbe Vorgang, nur einmal kürzer, ein andermal länger.

2. Die Blattachse als ungeschlechtliche, aber sporentragende Generation.

Schon im Anfange des vorangehenden Kapitels haben wir gesagt, dass sich nach der Befruchtung der Eizelle im Archegonium der Embryo entwickelt, welcher zu einer beblätterten Pflanze aufwächst. Dieses Stadium ist die eigentliche, definitive Form der Pflanze, in welcher dieselbe ihr Leben oft jahrelang zubringt. Der Embryo wächst zu einer stattlichen makroskopischen Pflanze auf, welche sich bald in eine Achse und Blätter differenziert und welche in jeder Beziehung schon den beblätterten Phanerogamen gleich steht. Nicht selten erreichen hier die Achsen mit ihren Blättern riesige Dimensionen (bei den baumartigen Farnen, bei Calamodendron, Lepidodendron, Sigillaria) und sind dieselben auch mit einem sehr zusammengesetzten Gewebe auf die Art von mono- oder dikotyledoner Stämme versehen. Die Form der Blätter, ihre Stellung an der Achse, die Form der Sporenblätter, nicht minder auch die Form und Verzweigung der Achse bieten hier dem Morphologen viel interessanten Stoffes zur Forschung, so dass die Morphologie dieser Generation der Gefässkryptogamen die wichtigste ist.

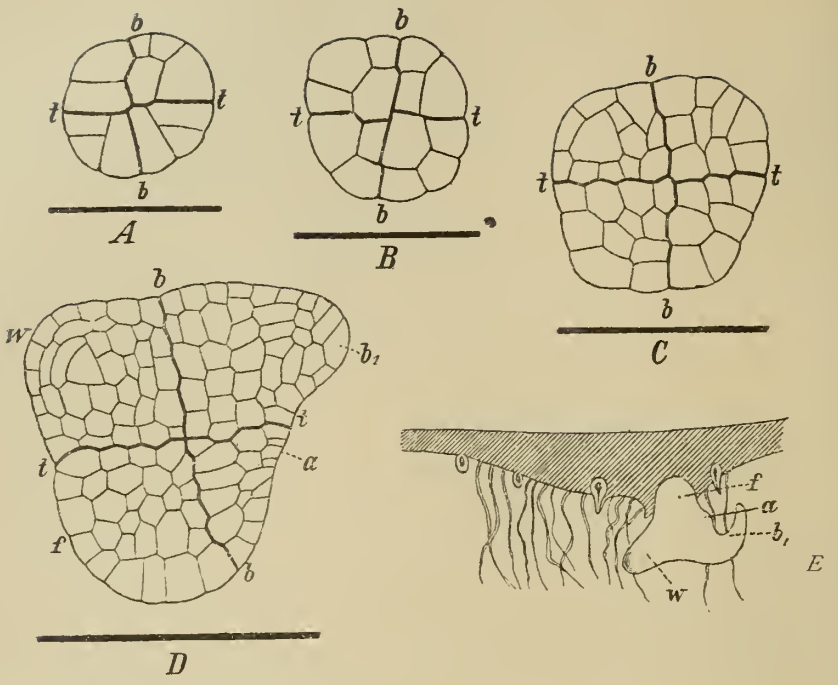


Fig. 110. Embryoentwickelung von **Pteris serrulata**. Die untere Linie gibt die Lage der Unterseite des Prothalliums an. a) Stammscheitel, b') erstes Blatt, w) Hauptwurzel, f) Fuss. E) schematischer Längsschnitt durch ein Prothallium mit zahlreichen Rhizoiden, einem Embryo, zwei unbefrucht. Archegonien und zwei Antheridien. (Nach Kienitz-Gerloff, E) nach Pax.) F) **Adiantum Capillus Veneris**. d) Prothallium, a) Archegonien, b) erstes Blatt, w) Hauptwurzel. (Nach Sachs.)

An den Blättern entwickeln sich auf verschiedene Weise Sporangien mit Sporen; es ist sonach diese Generation blos sporentragend und ungeschlechtlich.

a) Der Embryo und das junge Pflänzchen.

Die Eizelle im Archegonium teilt sich nach der Befruchtung zuerst durch 3 Ebenen in 8 Oktanten (Fig. 110), von denen 2 in der oberen Hälfte dem ersten Blatte (dem Kotyledon), die weiteren zwei dem zweiten Blatte (unrichtig heisst es in der Literatur »die Stammknospe«) die Entstehung verleihen; aus den unteren zwei Hälften entsteht, dem Kotyledon gegenüber, der sogenannte »Fuss« und dem zweiten Blatte gegenüber die Wurzel. Die oberen und die unteren zwei Quadranten denken wir uns hier parallel zur Ebene des Prothalliums gestellt; infolge dessen bleibt der

Fig. 111. A) **Asplenium violascens.** Entwickelung eines jungen Pflänzchens. B) **Scolopendrium vulgare.** Junge Keimpflanze mit ersten gelappten Blättern. C) **Angiopteris Teyssmanniana.** Junge Keimpflanze, a) das erste Blatt mit kleinen Stipularanhängseln, b) die erste Wurzel; die Pflanze durchbricht das Prothallium. (Orig.)

Fuss im Prothallium stecken, während die ersten Blätter unter dem Prothallium rechts und die Wurzel links zum Vorschein gelangt.

Der Fuss, mit welchem das junge Pflänzchen im Prothallium haftet, dient teilweise zur Zuführung von Nahrung aus dem Prothallium in den keimenden Embryo, teils als mechanische Stütze für die junge Pflanze. Dort, wo der ganze Embryo im Endosperm oder Prothallium eingebettet ist, pflegt der Fuss wenig entwickelt zu sein oder fehlt derselbe auch gänzlich (so bei vielen Selaginellen und Schachtelhalmen).

Es scheint aber, dass die Anlage der ersten Organe des keimenden Pflänzchens bei verschiedenen Gruppen der Gefässkryptogamen keineswegs den eben beschriebenen Oktanten entspricht und der Morphologie ist es demnach gleichgiltig, wie sich die ersten Segmente im Embryo bilden. Vergleichen wir z. B., wie, ohne Rücksicht auf die Oktanten, der junge Embryo des Schachtelhalmes sich drei gleiche, in einer Ebene stehende Blatthöckerchen und

zwischen diesen einen Vegetationsgipfel bildet, während fast die ganze untere Hälfte die erste Wurzel anlegt. Nach Goebel richtet sich auch die Familie der *Marattiaceen* und die Gattung *Botrychium* nicht nach geteilten Oktanten. Auch verschiedene Arten der Gattung *Lycopodium* haben verschiedene Variationen der Teilung der Eizelle. Wichtiger für die vergleichende Morphologie ist es zu beobachten, wie die ersten Organe an der jungen Pflanze entstehen und in welchem Verhältnisse sie sich zu den Organen der entwickelten Pflanze befinden.

Interessant ist es, dass der Embryo lange in die Archegoniummembran eingehüllt ist, welche schliesslich unten von der ersten Wurzel und oben von dem ersten Blatte durchbrochen wird. Dieses lange Verbleiben der Archegoniummembran erinnert einigermassen an die Calyptra der Muscineen.

Das an der jungen Pflanze der Farne zur Entwickelung gelangte erste Blatt ist in der Regel bedeutend kleiner als das folgende (Fig. 111) und ebenfalls in der Regel fast einfach, kaum hie und da schwach ausgeschnitten. In allen seinen Eigenschaften ähnelt es aber den weiteren Blättern, so dass die Bezeichnung »Kotyledon« hier unberechtigt ist. Die dem ersten nachfolgenden Blätter sind allmählich grösser und auch, was die Form anbelangt, nach und nach den definitiven Blättern immer ähnlicher. Eigentümlich ist die Erscheinung, dass die ersten jungen Blätter der Gattung *Scolopendrium* (welches, wie bekannt, einfache, längliche, ganzrandige Blätter hat) lappig eingeschnitten sind (Fig. 111). Wenn wir diese Erscheinung als Atavismus ansehen wollten, wie er bei keimenden Phanerogamen häufig vorzukommen pflegt, so müssten wir vermuten, dass die einfachen Blätter des Scolopendrium eine sekundäre Form, eine aus der geteilten Form entstandene Umwandlung sind. Die Hauptwurzel verlängert sich bedeutend und dringt in das Substrat ein. Sie ist am Ende mit einer Wurzelhaube und Haarfilz versehen. Die Hauptwurzel verzweigt sich aber regelmässig nicht und stirbt bald ab. An ihrer Stelle wachsen gleich bei der Entwickelung der ersten Blätter unter der Basis des Blattstiels Nebenwurzeln (Fig. 111), so dass schon das jüngste Pflänzchen so viel Wurzeln hat, als Blätter.

Die ersten, sowie auch die weiteren jungen Blätter eines jungen Farns wachsen aus der Basis des Prothalliums (wo sich auch die Archegonien befunden haben) und kommen in der Regel aus dem Einschnitte zwischen beiden Prothalliumlappen hervor (Fig. 111). Eine Ausnahme bildet in dieser Beziehung nach Luerssen die Gattung *Marattia* (und vielleicht auch die anderen *Marattiaceen*, welche ohnehin einen bedeutend abweichenden Farntypus vorstellen), deren erstes Blatt das Prothallium senkrecht ober der Erde durchbricht, während die erste Wurzel, dem ersten Blatte gegenüber, senkrecht in die Erde eindringt. Der Fuss ist hier nur schwach entwickelt. Ich konnte selbst die Entwickelung einer Keimpflanze von *Angiopteris* verfolgen und hiemit auch die Beobachtung Luerssens bestätigen. Auf beliebiger Stelle in der Fläche des verhältnismässig grossen

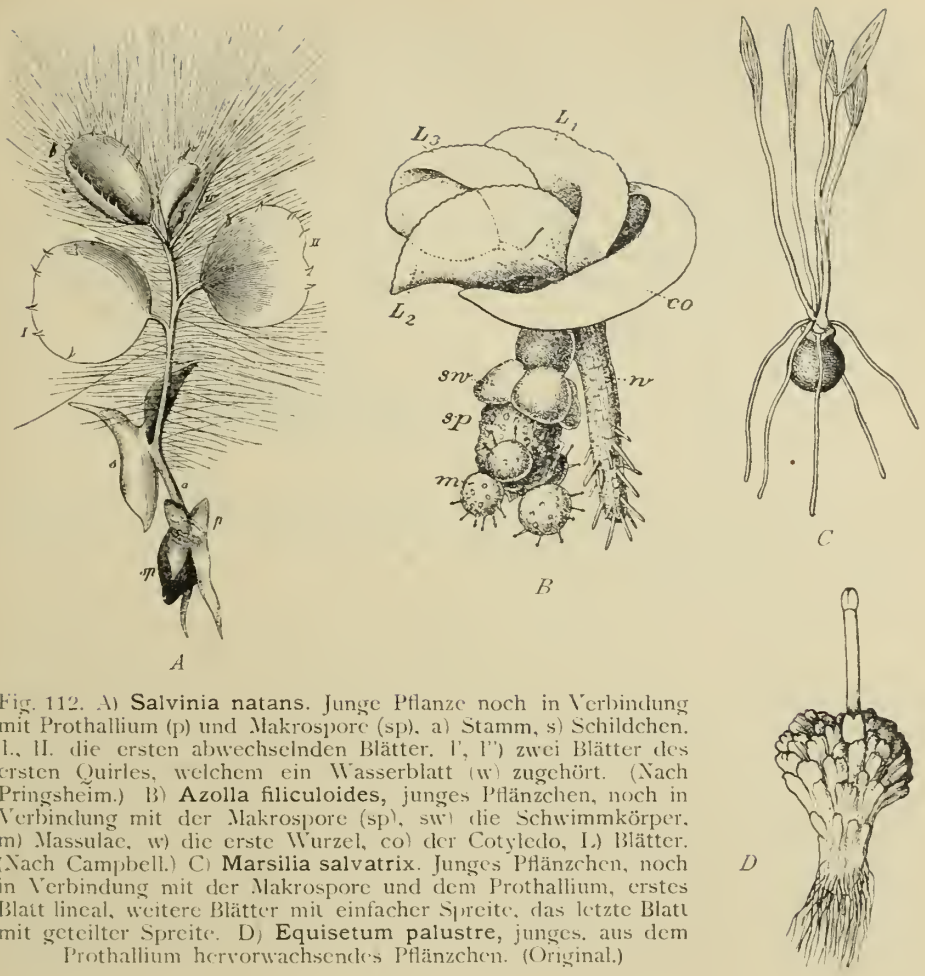


Fig. 112. A) **Salvinia natans.** Junge Pflanze noch in Verbindung mit Prothallium (p) und Makrospore (sp), a) Stamm, s) Schildchen. I., II. die ersten abwechselnden Blätter. I', I'') zwei Blätter des ersten Quirles, welchem ein Wasserblatt (w) zugehört. (Nach Pringsheim.) B) **Azolla filiculoides,** junges Pflänzchen, noch in Verbindung mit der Makrospore (sp), sw) die Schwimmkörper, m) Massulae, w) die erste Wurzel, co) der Cotyledo, L) Blätter. (Nach Campbell.) C) **Marsilia salvatrix.** Junges Pflänzchen, noch in Verbindung mit der Makrospore und dem Prothallium, erstes Blatt lineal, weitere Blätter mit einfacher Spreite, das letzte Blatt mit geteilter Spreite. D) **Equisetum palustre,** junges, aus dem Prothallium hervorwachsendes Pflänzchen. (Original.)

Prothalliums bricht das erste, sehr einfach geformte Blatt hervor (Fig. 111), welchem auf der Unterseite des Prothalliums die erste, sehr starke Wurzel gegenübersteht, welche sich schwach verlängert. Schon auf dem ersten Blatte (Keimblatte) bemerkt man an der Stielbasis kleine Stipularanhängsel.

Die junge Keimpflanze von *Salvinia* (Fig. 112) entwickelt als erstes Blatt ein sogenanntes Schildchen, welches flach, dreilappig, kaum gestielt und sonach durch seine Form von den nachfolgenden Blättern sehr verschieden ist. Dieses Schildchen hat den Zweck, dadurch, dass es auf dem Wasser obenauf schwimmt, das wachsende Pflänzchen in wagrechter Lage zu erhalten, welche auch von der vollkommen entwickelten Pflanze beibehalten wird. Eine erste Wurzel wird nicht einmal im Embryo angelegt, denn die ganze untere Hälfte des Embryos verwandelt sich in einen Fuss. Auch an der entwickelten Pflanze bilden sich niemals Nebenwurzeln; die Salvinia bietet also das Beispiel einer wurzellosen Pflanze.

Auch die Keimpflanze der Gattung *Azolla* (Fig. 112) entwickelt ein erstes Blatt, welches sich von den folgenden bedeutend unterscheidet. Es sieht einer dütenförmigen Manchette ähnlich, welche die Keimpflanze rings umfasst und auf dem Wasser obenauf schwimmend, die junge Pflanze auf der Oberfläche des Wassers erhält. Die Hauptwurzel ist hier mächtig entwickelt.

Das junge Pflänzchen der Gattung *Marsilia* (Fig. 112) hat das erste Blatt lang-lineal. Das zweite trägt am Ende schon eine flache, länglich-lanzettliche (nicht gelenkte) Spreite; das dritte und vierte Blatt hat fortschreitend eine breitere Spreite und das fünfte weist bereits eine, in zwei Teile gespaltene Spreite auf. Die weiter noch folgenden Blätter zeigen schon die gewöhnliche Form.

Die Keimpflanze der Gattung *Pilularia* hat die ersten und die folgenden Blätter schmal-lineal.

Die junge Pflanze des Schachtelhalmes *(Equisetum)* hat eine dreizähnige Scheide (Fig. 112) und unten eine mächtige Hauptwurzel, welche das fleischige Prothallium durchwächst.

Der Stengel wächst aus der Scheide heraus und trägt in regelmässigen Abständen weitere Scheiden. Gewöhnlich erreicht aber diese erste Wurzel nicht ihre vollkommene Entwickelung, denn an ihrer Basis, schon in der Achsel der ersten Scheide, kommen Rhizome oder zweite Stengel hervor, welche erst bedeutend kräftig werden.

Die Keimpflanzen der Gattung *Lycopodium* sind in mehrfacher Beziehung sehr interessant, obzwar sie sich principiell von den vorangeführten durchaus nicht unterscheiden. Auch hier steckt der Embryo mit dem Fusse im Prothallium, auch hier entsteht dem ersten Blatte gegenüber die Wurzel, wie dies z. B. gut an *L. Selago* zu sehen ist. Häufig geschieht es aber, dass diese erste, dem ersten Blatte gegenübertretende Wurzel sich stark knollenförmig verdickt. Dieses Gebilde wurde von Treub mit Unrecht »Protokorm« benannt, da in Wirklichkeit hier kein neues morphologisches Organ vorhanden ist. Diese Unrichtigkeit rührt davon her, dass es nicht begriffen wurde, was der »Protokorm« eigentlich bedeutet.*) Dass er eine wahre Wurzel ist, ersehen wir aus mehreren Gründen: 1. Entwickelt er sich dort, wo gewöhnlich die Hauptwurzel entsteht (vergl. z. B. *L. Selago* und *L. cernuum* (Englers Pflanzenfamilien, S. 573, 574). 2. Ist er auf der Oberseite mit Haarwurzeln wie eine wahre Wurzel bedeckt. 3. Wie Treub es zeichnet (Fig. 113), wächst neben dem »Protokorm« eine dünne

*) Pritzel in seiner Monografie der Lycopodiaceen (Englers Pflanzenfamilien) legt auch nicht dar, was unter dem »Protokorm« eigentlich zu verstehen sei. Schon Goebel (in seiner »Organographie«) nimmt gegen die Auffassung des Protokorms als eines eigenen Organs Stellung und betrachtet denselben als einen knollenförmig verdickten, hypokotylen Teil. Diese Deutung ist allerdings nicht sehr von der unseren entfernt, namentlich deshalb, weil es bei den Phanerogamen manchmal schwer ist zu sagen, was ein Hypokotyl und was eine Wurzel ist. Bei den Bärlappen ist es überhaupt verfehlt, von Hypokotylen zu reden.

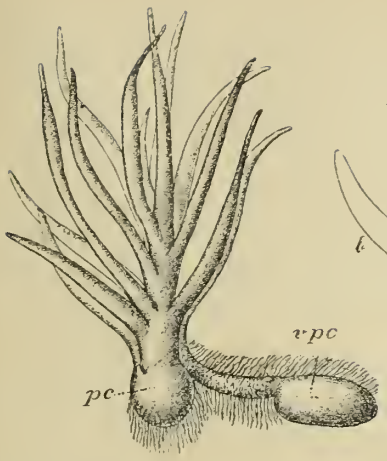


Fig. 113. **Lycopodium cernuum**, junges Pflänzchen, pc) sogenannter »Protokorm«, vpc) Wurzelknolle. (Nach Treub.)

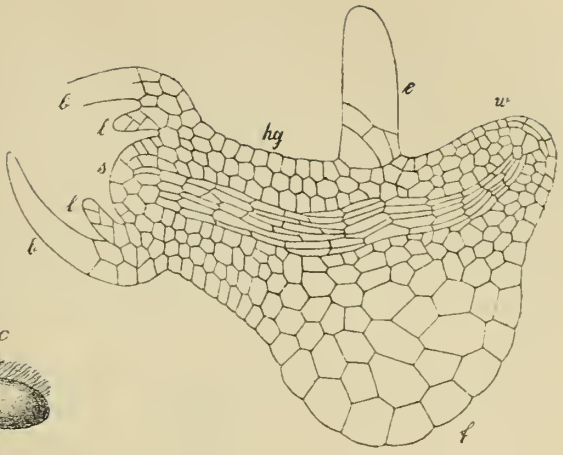


Fig. 114. Embryo von **Selaginella** im Längsschnitt, s) Stammscheitel, b) Cotyledonen, l) Ligula, hg) Hypokotyl, w) Hauptwurzel, f) Fuss, e) Embryoträger. (Nach Pfeffer.)

Wurzel, welche ebenfalls am Ende knollenförmig sich verdickt (vpc). 4. Bei der Gattung *Phylloglossum* bilden sich solcher Knollen mehrere (gewöhnlich zwei), welche an der Unterseite des Stengels neben den dünnen Wurzeln hervorkommen. Es sind dies also verdickte und nicht verdickte Wurzeln (genau so, wie bei der Gattung Orchis).

Bei vielen Arten der Gattung *Lycopodium* differenziert sich der Fuss noch in ein besonderes Gebilde, den »Embryoträger« genannt, vermittelst dessen der Embryo im Archegonium hängt und welcher morphologisch identisch ist mit dem »Suspensor« der Phanerogamen. Wenn wir den mit Fuss und Embryoträger versehenen Embryo eines Lycopodiums mit dem Embryo eines Farns vergleichen, so sehen wir (Fig. 114), dass dem Fusse bei den Farnen der Embryoträger und Fuss bei den Bärlappen (und ebenso auch bei den Selaginellen) entspricht. Es will uns daher bedünken, dass es nicht ganz richtig ist, bei den Bärlappen und Selaginellen überhaupt einen Fuss zu unterscheiden, denn er ist hier kein besonderes Organ und verschwindet in der Tat bei einigen Arten (z. B. bei S. selaginoides u. a.) gänzlich.

Die junge Keimpflanze von *Selaginella* (Taf. II. Fig. 2) ist in mehrfacher Beziehung belehrend, weil wir in derselben zuerst die gleichen Bestandteile wie bei einer dicotylen Phanerogame vorfinden. Wir sehen hier die erste Hauptwurzel (b), den hypokotylen Teil (c), auf welchem zwei gegenständige, grüne Blätter als zwei Kotyledonen (d) sitzen. Diese Blätter sind den folgenden Blättern ganz und gar ähnlich, haben entwickelte und charakteristische Ligulen wie die anderen Blätter, während die Kotyledonen der Phanerogamen stets mehr oder weniger von den Blättern

verschieden sind. Der Stengel teilt sich ober den Kotyledonen dichotomisch in zwei Äste und zwar quer zur Mediane der beiden Keimblätter. Das ganze Pflänzchen steckt mit dem Fusse und dem Embryoträger in dem, im hornartigen Exosporium der Makrospore eingeschlossenen Endosperm, also ganz so, wie die Dikotylen aus dem endospermhaltigen Samen keimen. Von einem Prothallium ist hier keine Spur. In diesem Keimpflänzchen der Selaginella sehen wir also das erste Bild einer Phanerogame.

Einen eigentümlichen Fall führt Hofmeister bei der Art *Selaginella Martensii* an, wo aus einer Makrospore zwei Pflänzchen keimen. Dies hat seinen Ursprung vielleicht darin, dass zwei Archegonien befruchtet wurden.

Das vergleichende Studium der Keimpflanzen verschiedener Typen der Gefässkryptogamen führt uns zu wichtigen Erkenntnissen, auf Grund deren wir uns eine Idee über die Zusammensetzung des beblätterten Stammes der Gefässkryptogamen und der Phanerogamen überhaupt aufbauen können. Über die Gliederung der Kaulome der Phanerogamen wird noch später im ersten Kapitel des zweiten Teiles unseres Werkes gehandelt werden.

Wenn wir irgend einen beliebigen, keimenden Farn beobachten, so finden wir, dass aus der oberen Hälfte des Embryos sich zunächst ein stark angelegtes erstes Blatt (welches auch Kotyledon genannt wird) bildet. Die Autoren sagen zwar, dass aus dem zweiten Teile der oberen Hälfte der Achsenscheitel entsteht, aber dies ist nicht der Fall, wenigstens in den allerhäufigsten Fällen, denn dieser Stammscheitel wächst nicht in eine Achse aus, sondern in ein zweites Blatt, aus welchem sich das dritte Blatt bildet und erst nach einigen Blättern konsolidiert sich der Achsenscheitel, welcher dann seitwärts Blatthöckerchen abteilt. Allerdings, bei einigen Farnen werden schon frühzeitig auf dem keimenden Embryo einige Blatthöckerchen nacheinander sichtbar, aber auch in diesem Falle kommt der Achsenscheitel zwischen diesen Höckerchen nicht scharf zum Vorschein.

Bei anderen Farnen aber legt sich im Gegensatze zu dem Gesagten ein Blatt aus dem anderen sucessive an und lange kann von einer Mittelachse keine Rede sein. In dieser Beziehung ist *Ceratopteris* am merkwürdigsten. Die Keimpflanze haftet hier mit einem ganz unbedeutenden Fusse im Prothallium und treibt dann ein erstes, flaches, ganzrandiges Blatt (Fig. 115), welches nach untenhin die erste Wurzel mit einer Haube (k) treibt. In diesem Stadium ist von einem Achsenscheitel gar keine Spur. Später kommt auf dem Blattstiel ein kleiner Höcker (III. p) zum Vorschein, welcher aber nicht zu einer Achse, sondern zu einem zweiten, dem ersten ähnlichen Blatte aufwächst (IV. 2). An der Basis des Blattstiels dieses zweiten Blattes erscheint abermals ein Höckerchen, bald nach demselben ein zweites und zwischen diesen Höckerchen formt sich erst der Achsenscheitel. Dass in Wirklichkeit diese weiteren Höckerchen noch nicht als irgend eine Mittelachse betrachtet werden können, geht daraus hervor

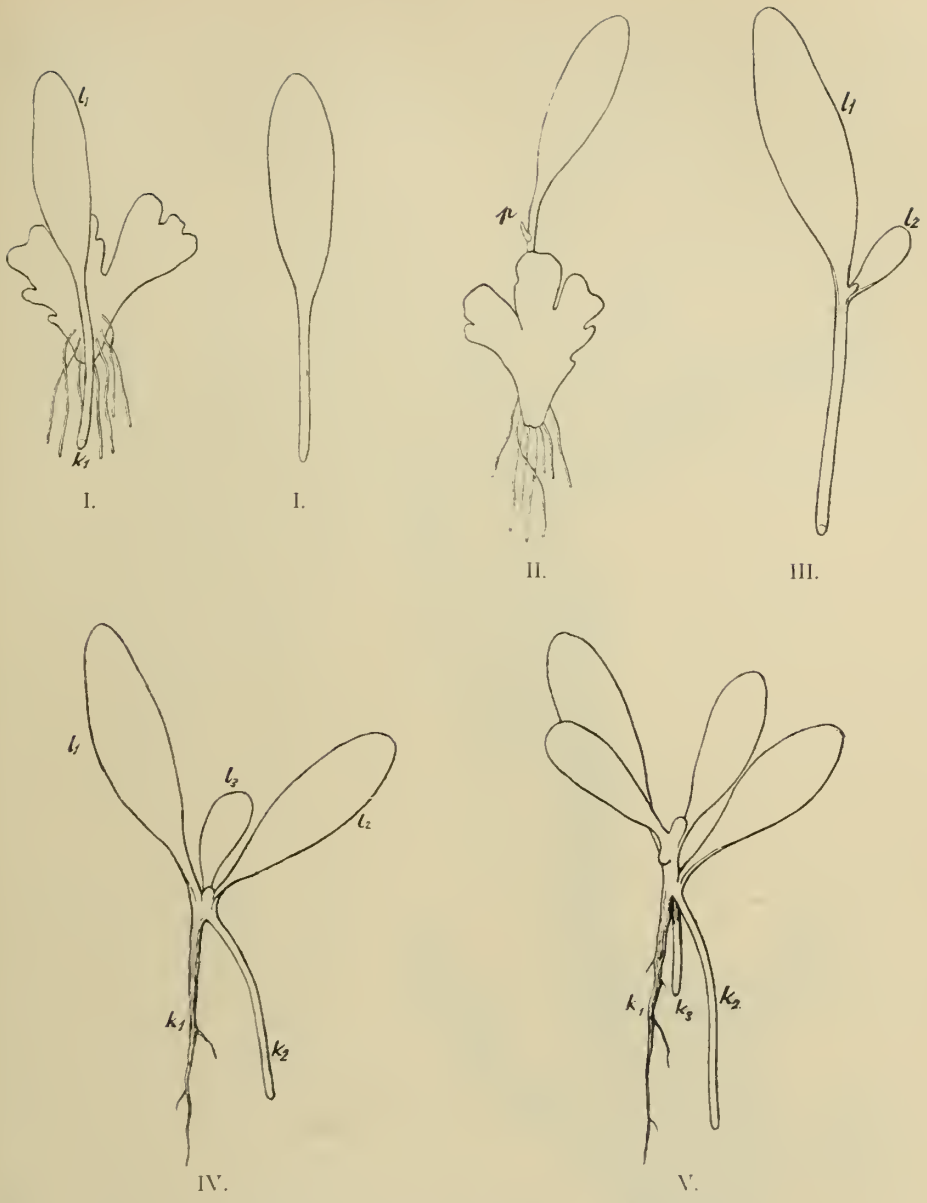
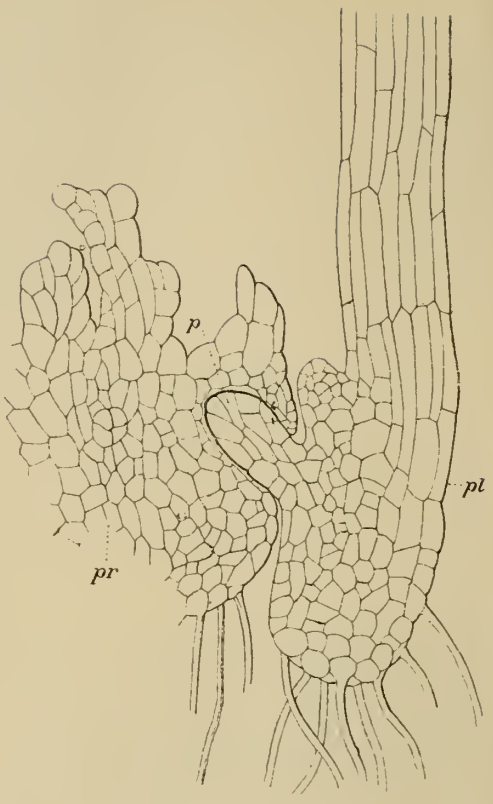


Fig. 115. **Ceratopteris thalictroides.** Entwickelung der jungen Pflanze, pr) Prothallium, k1) Hauptwurzel, k2) Nebenwurzel, unter jedem Blatte, l) Blätter, p) ein Höcker auf dem ersten Blattstiele, aus welchem sich das zweite Blatt entwickelt. (Original.)

dass sie deutlich an der Basis des zweiten Blattes und keineswegs zwischen dem ersten und zweiten Blatte sitzen. Unter jedem Blatte wächst succesive exogen eine Nebenwurzel. Die Hauptwurzel stirbt mittlerweile ab.

Auch auf der älteren Keimpflanze (VII.) ist deutlich zu sehen, dass die Achse noch ganz unbedeutend angelegt ist und dass sie eigentlich aus den Blattbasen besteht.

An *Ceratopteris* sehen wir also ohne Theorie, dass die beblätterte Achse der Farne nur aus Gliedern besteht, deren Beendigung die Blätter bilden. Diese Gliederung tritt bei den Farnen viel deutlicher hervor, als bei den Phanerogamen, weil die Farnblätter viel mächtiger entwickelt sind, lange Zeit zu ihrer vollkommenen Entwickelung brauchen, und auch dann noch, wenn die Spreite abgestorben ist, ihre Basis längere Zeit hindurch weiter



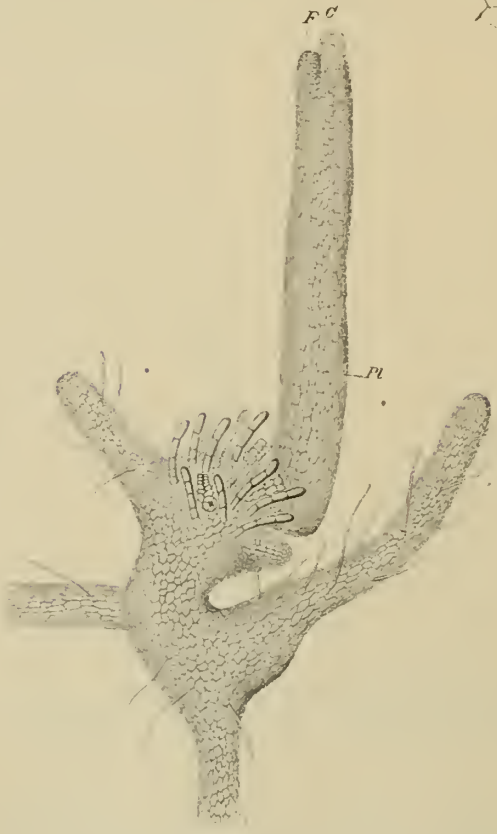


Fig. 116. **Lycopodium cernuum**, Längsschnitt durch ein einblättriges Pflänzchen: pr) Prothallium, p) Fuss, pl) erstes Blatt. (Nach Treub.) — **Lycopodium Phlegmaria** (unten). Junges Pflänzchen aus dem Prothallium hervortretend, C) erstes Blatt, F) zweites Blatt. (Nach Treub.)

fortbesteht. Dementgegen ist ihre eigentliche Achse verhältnismässig schwach entwickelt, indem sie fast nur eine Verbindung der einander nachfolgenden Blätter darstellt (auch die baumartigen Farne nicht ausgenommen). Schon im J. 1890 habe ich auf diesen Umstand aufmerksam gemacht und zu diesem Zwecke einen Durchschnitt des Wurzelstockes von *Onoclea sensibilis* abgebildet (Taf. V. 3), auf welchem schön zu sehen ist, welchen geringen Anteil an diesem Rhizom die eigentliche Achse hat.

Bei den Bärlappen, Lepidodendren und Sigillarien treten allerdings die Blätter ihrer Grösse nach gegenüber den mächtig entwickelten Stämmen zurück, so dass hier beiläufig dasselbe Verhältnis eintritt, wie bei unseren dicotylen Bäumen. Doch auch dieser Typus widerspricht keineswegs der Zusammensetzung des Stammes der Farne, denn er hat sich erst im Verlaufe der Zeiten entwickelt. Im jungen Stadium an den Keimpflanzen der Bärlappen können wir sehr schön verfolgen, wie beim Keimen wirklich blos Blätter angelegt werden u. erst später die Achse sich konstituiert. Lehrreiche Belege hiefür haben wir an den Abbildungen Treubs von *Lycopodium cernuum* (Fig. 116, 117), wo sich das erste Blatt deutlich entwickelt, aus diesem das zweite und aus letzterem wiederum das dritte etc., ohne dass bis dahin auch nur eine Andeutung von einem Vegetationsgipfel zu bemerken wäre. Nicht minder schön können wir denselben Vorgang an *Lycopodium Phlegmaria* beobachten (Fig. 116), wo gar das erste Blatt hoch emporwächst und hoch ober dessen Basis sich ein Höckerchen herauswölbt, welches aber bei weitem nicht zu einer Achse aufwächst, sondern abermals ein Blatt bildet. Von einem Achsenscheitel ist hier überhaupt keine Spur. Und dennoch sind beide genannten Lycopodien im vollkommen ausgebildeten Zustande derart entwickelt, dass die Blätter gegenüber der Achse in den Hintergrund treten, woraus mit Recht geschlossen werden kann, dass auch die keimenden Lepidodendra und Sigillarien einen gleichen Entwickelungsgang genommen haben.

Fig. 117. Lycopodium cernuum, junges Pflänzchen, mit 3 ersten Blättern. (Nach Treub.)

Auch der keimende Embryo von *Isoëtes* hat (nach Hofmeister) ein erstes starkes Blatt, welches senkrecht über dem Substrat aufwächst. Er trägt an der inneren Basis bereits eine entwickelte Ligula (Fig. 118 p). Ihm gegenüber, hinunter in das Substrat, treibt er die erste Wurzel (r);

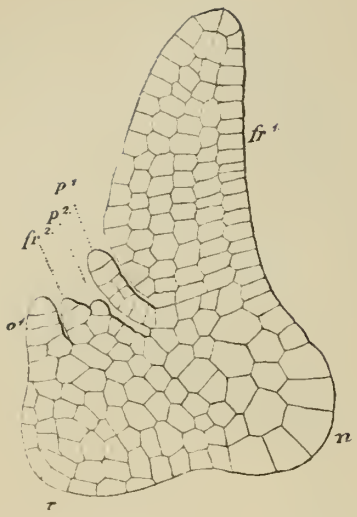


Fig. 118. **Isoëtes lacustris**, Embryo im Längsschnitt, n) Fuss, a) Hauptwurzel, o^1) Blattscheide, fr^1) erstes Blatt, p^1) seine Ligula, fr^2) zweites Blatt. (Nach Hofmeister.)

der Fuss (n) ist nur schwach angedeutet. Bald nach dem ersten Blatt beginnt sich der Höcker des zweiten Blattes zu wölben (fr^2); von einem Achsenscheitel ist aber noch immer keine Spur. Dieser formt sich erst nach einigen Blättern. Die Entwickelung von *Isoëtes* stimmt also vollkommen mit Treubs eben beschriebenen Bärlappen überein.

Von diesem Typus der Keimentwickelung bei den Gefässkryptogamen müssen wir aber jene Fälle unterscheiden, wo die ersten Blätter (Kotyledonen) sofort bei der ersten Entwickelung aus dem Embryo gleich gross sind, zu gleicher Zeit sich entwickeln und in einem Kreise stehen. Es sind dies gegen- oder quirlständige Blätter oder Kotyledonen. Ein solches Beispiel haben wir bei *Selaginella* und *Equisetum*. Hier müssen wir wieder ein einfaches Glied annehmen, welches sich am Ende in zwei Kotyledonen teilt und selbst wieder zwischen den Letzteren entweder ein weiteres ähnliches Glied (Equisetum) oder einfache und anders angeordnete Glieder erzeugt (Selaginella). Mit anderen Worten gesagt, haben wir hier ein Beispiel dicotyler Pflanzen im Reiche der Phanerogamen*), so dass schon unter den Gefässkryptogamen mono- und dicotyle Typen gut unterschieden werden können!

b) Die Blätter der Gefässkryptogamen.

Die Blätter der Gefässkryptogamen haben je nach den Haupttypen dieser Pflanzenabteilung auch eine verschiedene Beschaffenheit. Man kann hier im Ganzen 4 Kategorien unterscheiden: 1. die Blätter der Pteridophyten, 2. die Blätter der Equisetineen, 3. die Blätter der Lycopodineen und 4. die Blätter der Gattung Isoëtes.

Nicht nur die Morphologie dieser Blattformen, sondern auch ihre Stellung und ihr Verhältnis zur Achse, an welcher sie sitzen, sind ziemlich verschieden.

Die Blätter der Pteridophyten (auch Wedel genannt) haben häufig grosse Dimensionen, wenigstens im Verhältnis zu der Achse, an welcher sie sitzen. Abgesehen von den geringen Ausnahmen in der Familie

*) Über dieses Thema wird ebenfalls noch im II. Teile dieses Werkes gehandelt werden.

der *Hymenophyllaceen*, wo bei einigen Arten der Gattungen *Hymenophyllum* und *Trichomanes* die Blätter kaum 1 cm gross sind, erreichen sie in allen anderen Fällen bedeutende Dimensionen. Schon die Blätter unseres gemeinen *Aspidium Filix mas* oder *A. spinulosum* erreichen manchmal die Höhe von 1—2 m; auch die Blätter der allgemein verbreiteten *Pteris aquilina* nehmen in unseren Wäldern sehr bedeutende Dimensionen an und soll dieser kosmopolitische Farn in Neuseeland, wo er grosse Bestände in Wäldern bildet, sogar die doppelte Höhe eines Menschen erreichen. Die Blätter der baumartigen *Alsophila australis* werden bis 5 m lang und 2 m breit, ebenso riesig gross werden die Blätter der Gattungen *Angiopteris* und *Marattia*, deren Blattstiele am Stamme die Stärke eines Menschenfusses erreichen. Überhaupt ist die Anzahl von riesigen Farnen aus verschiedenen Familien in allen heissen Ländern gross.

Wenn wir im Allgemeinen die Blätter der Farne mit jenen der Phanerogamen vergleichen, so finden wir einige Punkte, wodurch sie sich denselben gegenüber charakterisieren:

1. Alle Blätter der Farne wachsen an der Spitze (des Haupt- und der Seitenabschnitte), infolge dessen sind sie an der Basis am ältesten.

2. Die Blätter der Farne entwickeln sich in der Jugend sehr langsam und manche von ihnen sind auch lange Zeit hindurch ausdauernd, indem sie fortwährend mittelst der lebenden Spitze nachwachsen.

3. Die Blattspitzen sind in der Jugend spiralig einwärts gerollt.

4. Die Epidermis der Blattspreite enthält Chlorophyll.

5. Die Nervatur ist charakteristisch.

6. Die Farnblätter haben Spreuschuppen, welche (wie die Trichome) namentlich die Blattbasis und die jungen Blätter bedecken.

7. Die Metamorphose der Blätter an der Achse ist sehr gering oder überhaupt gar nicht vorhanden.

Bei den Phanerogamen kommen allerdings hie und da ähnliche Erscheinungen wie bei den Farnblättern vor, es sind dies aber immer seltene Ausnahmen. Dagegen gibt es von den oben angeführten 7 Punkten bei den Pteridophyten tatsächlich äusserst wenig Ausnahmen.

Schenken wir nun den hervorgehobenen 7 Punkten nähere Aufmerksamkeit.

Die Blätter sind unter dem Ende des Achselscheitels als einfache Höckerchen angelegt, welche häufig zu einem einfachen Ansatz aufwachsen, an welchem von einer Spreite noch gar keine Spur ist. So ist es z. B. der Fall bei der gemeinen *Pteris aquilina*, wo die Blattansätze im ersten Jahre ganz spreitenlos sind und den Höckerchen der Seitenäste völlig gleichen. Erst im zweiten Jahre zeigt sich an ihrer Spitze ein kleines Spreitchen, welches dann im dritten Jahre sich in eine oberirdische Blattspreite ausbreitet. Auch die Blätter von *Aspidium Filix mas* wachsen drei Jahre.

Die Anzahl der jährlich an der Achse sich entwickelnden Blätter ist verschieden, aber im Ganzen nirgends bedeutend. Bei der Gattung *Ophio-*

glossum und *Botrychium* wächst aus dem unterirdischen Wurzelstock alljährlich blos ein einziges Blatt, so dass auf dem gegliederten Rhizom nach dessen Gliedern sein Alter abgezählt werden kann (siehe Fig. 120). Die Entstehung der ersten Blätter ist bei den beiden genannten Gattungen eigentümlich. Das oberirdische Blatt von *Botrychium* (Fig. 120) ist an der Basis von Fransen (*a*) eingehüllt, welche aus der zerschlitzten Basis des vorjährigen Blattes herrühren. Es bilden sich nämlich die jungen Blätter stets in der hohlen Basis des alten Blattes (Fig. 120) und ist immer bereits das vierte angelegt, so dass aus dem ersten Blatthöckerchen erst im fünften Jahre ein vollkommen entwickeltes Blatt ober der Erde hervorkommt. Hier braucht also das Blatt zu seiner vollkommenen Entwickelung volle fünf Jahre.

Die junge Pflanze (Fig. 120) trägt blos ein einfaches Endblatt und hat eine Haupt- und einige Nebenwurzeln, zwischen welchen der Überrest des trocken gewordenen Prothalliums zu sehen ist. Die junge Pflanze besteht tatsächlich blos aus dem ersten Blatte, denn nur aus der Basis dieses Blattes entsteht der erste Rhizomteil und so fort bei allen folgenden Blättern.*) Deshalb ist auch das Rhizom deutlich in Glieder geteilt! Hier haben wir also eine glänzende Bestätigung der früher gegebenen Erklärung, derzufolge die Achse der Gefässkryptogamen sich blos aus den Basen der einzelnen Blätter zusammensetzt. Was wir früher an den Keimpflanzen der Farne bewiesen haben, wiederholt sich bei der Gattung Botrychium ihr ganzes Leben über.

Auch *Ophioglossum* bildet jährlich blos ein Blatt, aber die Rhizome sind mehr verkürzt und die jungen Blätter bilden sich nicht in der Basis des alten Blattes, sondern an der Basis neben dem alten Blatte (Taf. II.) Das Ganze sieht wie eine Basalknospe aus, welche an der Oberfläche mit einer starken, kegelförmigen Hülle oder Scheide (Fig. 5, Taf. II.) gedeckt ist. Aus den vertrockneten Resten dieser Scheide entsteht dann die Hülle an der Basis des Stieles des vollkommen entwickelten Blattes (*a*). Über die Bedeutung dieser Hülle gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Am geläufigsten ist die Ansicht, dass diese Hülle ein Nebenblattgebilde sei, welches den geöhrten Nebenblättern der Gattung *Angiopteris* gleichartig ist. Es würde also die Hülle als Achselnebenblatt zu dem entwickelten alten Blatte gehören. Bemerkenswert ist jedoch, dass schon das junge Keimpflänzchen an der Oberfläche (Fig. 7) diese Scheide besitzt. Demzufolge wäre diese Scheide ein schuppenförmiges, umgewandeltes Blatt, welches mit dem Spreitenblatt abwechselt. Die junge Pflanze (Fig. 7), welche es mir vor Jahren zu finden gelang, zeugt wenigstens dafür.

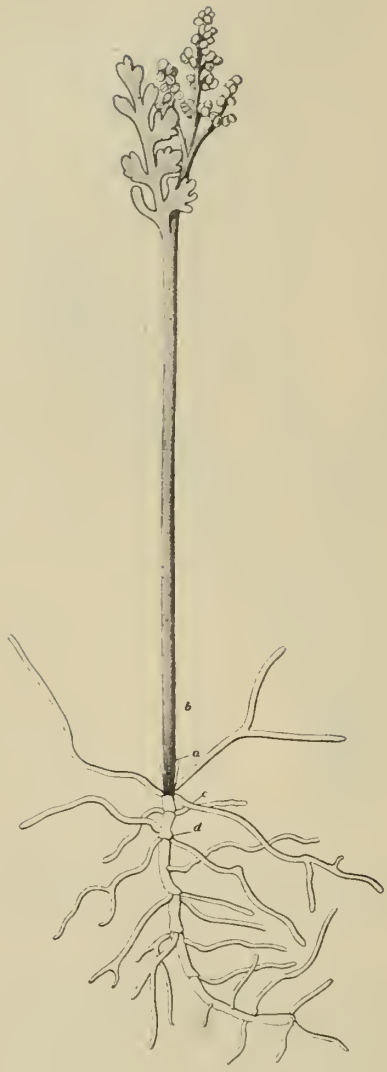
In der bemerkenswerten Arbeit Bruchmanns »Über das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum« (Botan. Zeitung, 1904,

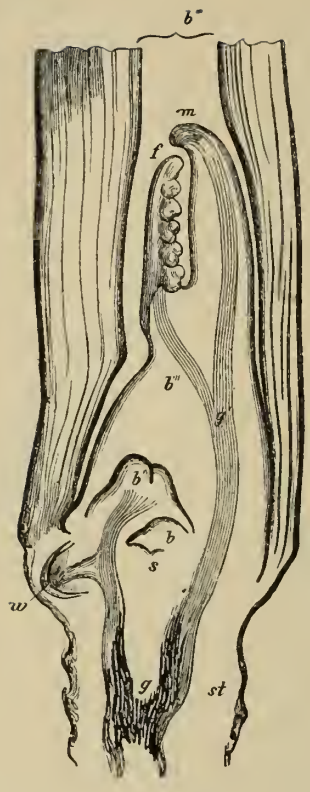
*) Es ist ein Irrtum, wenn Sachs (Lehrb. S. 276, Fig. 203, *s*) die Stelle *s* in der Blattbasis von Botrychium als Stammscheitel bezeichnet, denn es ist wohl nichts anderes, als der jüngste Blatthöcker, was wohl aus der Abbildung selbst augenscheinlich ist.

Fig. 119. **Blechnum Patersonii**, a) zwei lineale Sporophylle, unten ein junges schneckenförmig eingerolltes Sporophyll. (Original.) **Pteris cretica**, junges Blatt mit hackenförmig gekrümmter, gerader Spitze. (Original.)

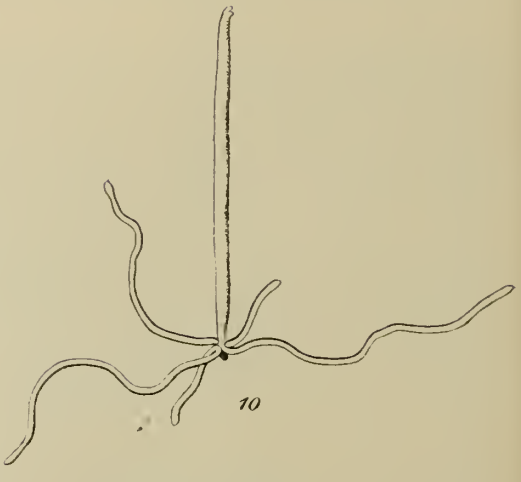
Nr. 12), welche ich eben diese Tage gelesen habe, stimmt im Wesentlichen die Beschreibung der Keimpflanze mit derjenigen, welche ich bereits auf Grundlage einer Keimpflanze, die ich vor 15 Jahren gefunden habe, gut überein. Unsere Keimpflanze stellt nur ein älteres Stadium dar, wo bereits mehrere Wurzeln entwickelt sind. Prothalliumsüberreste zeugen am besten, dass es keine Adventivwurzelknospe sein kann.

Befremdend scheint mir die Erklärung Bruchmanns der ersten Blatthülle (VIII. 61, hl_1), derzufolge dieselbe sowie die folgenden, die jungen Blattanlagen deckenden Hüllen eine Nebenblattbildung darstellen sollte. Das erste Blatt hat nach Bruchmann seine Nebenblatthülle in der Achsel in der Weise, dass sie das zweite Blatt deckt. Weil nun die erste Hülle das erste Blatt deckt, so ist es wohl morphologisch widersinnig dem ersten Blatte noch eine zweite (äussere) Nebenblatthülle anzurechnen. Solche Nebenblätter sind nirgends im Pflanzenreiche bekannt.





A



B

Fig. 120. **Botrychium matricariaefolium.** Ganze Pflanze, mit gegliedertem Rhizome (d), Nebenwurzeln (c), Blattfasern vom vorjährigen Blatte (a) und einem Blatte (b). B) Ein junges Pflänzchen mit erstem Blatte und vertrocknetem Prothallium. (Nach Velen.) A) **B. Lunaria,** Längschnitt durch den unteren Teil der Pflanze: st) Stamm, g, g') die Gefässbündel, w) junge Wurzel, s) Stammscheitel (?), b) Blätter, b''') diesjähriges entwickeltes Blatt, f) fertile, m) sterile Blatthälfte (nach Sachs.)

Die Entdeckungen Bruchmanns bestätigen umgekehrt am deutlichsten unsere Deutung in dem Sinne, dass die Hüllen als metamorphosierte Blätter sind, welche mit den grünen Blättern abwechseln. Bruchmann hat eigentlich nur die Meinung Rostowzews, der ebenfalls die Hüllen der Ophioglossum-Blätter für Nebenblätter erklärt, angenommen.

Die Blattspreite der Farne ist am Ende spiralig eingerollt und rollt sich im Verlaufe des Wachstums auf. Die Fruchtblätter der Art *Blechnum Patersonii* (Fig. 119) sind mehrmals, wie eine Uhrfeder zusammengerollt. Eine Ausnahme hievon bilden blos *Pteris cretica, P. umbrosa, P. serrulata,* bei denen das junge Blatt zwar nach innen herabgebogen, aber nicht ein-

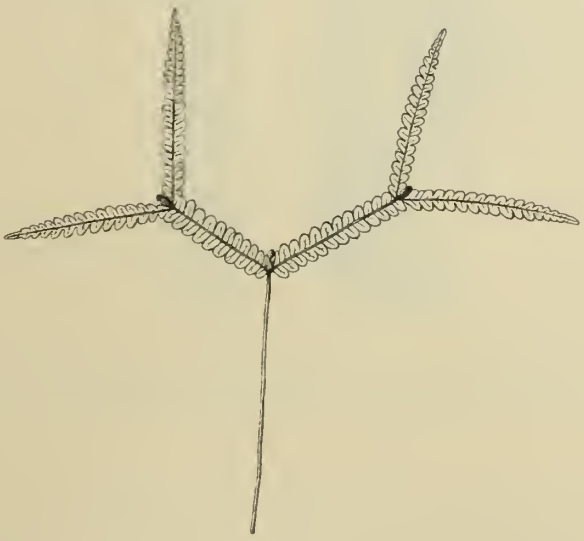


Fig. 120a. **Gleichenia,** schematisiertes Blatt aus der Section Haloptergium. (Original.)

gerollt ist (Fig. 119), auch die Blattabschnitte sind gerade, nicht eingerollt. Dieselbe Erscheinung finden wir bei den zartblättrigen Arten der Gattungen *Hymenophyllum* und *Trichomanes*, wo die Blattentwickelung bald abgeschlossen ist. Ebenso verhalten sich die Blätter der Gattungen *Ophioglossum* und *Botrychium*, welche in der Jugend nicht eingerollt sind.

Eigentümliche Blätter hat in der Jugend *Aspidium aculeatum*. Dieselben besitzen in diesem Altersstadium eine nach hinten überhängende Spreite, deren Spitze jedoch spiralig einwärts gerollt ist. Erst später richtet sich das Blatt auf und tritt die Aufrollung des eingerollten Teiles ein.

Die Blätter der Gattung *Nephrolepis* sind sehr lang, einfach gefiedert und wachsen mit der eingerollten Spitze unaufhörlich weiter, so dass der Unterteil des Blattes schon lange ausgefallene Sporangien zeigt, während die Spitze des Blattes weiter wächst und neue Sporangien bildet. *Nephrolepis exaltata* hat deutlich sichtbare jährliche Absätze an dem langen Blatte

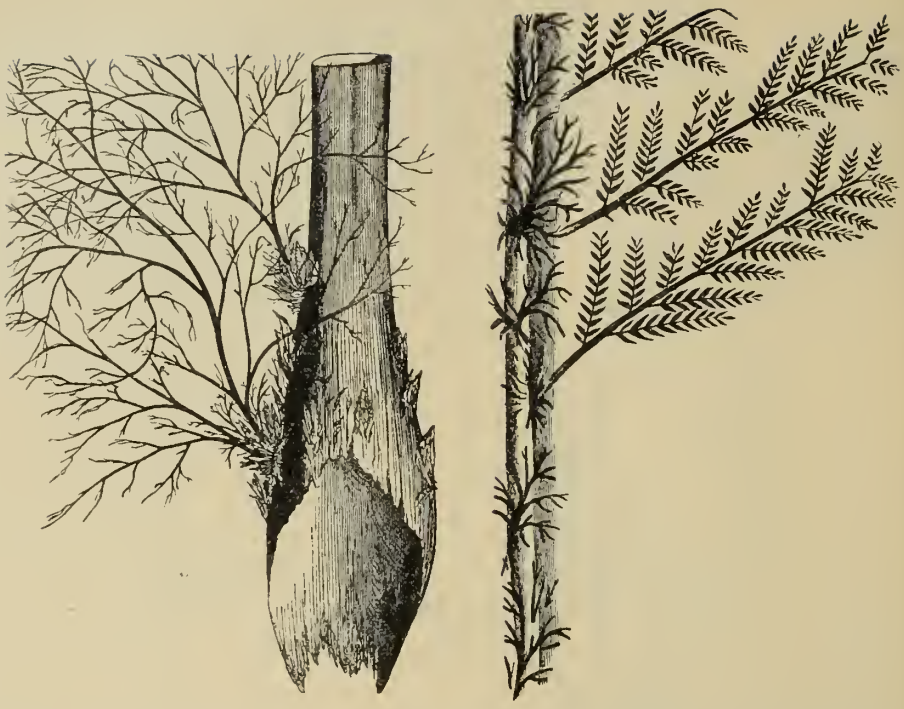


Fig. 121. Aphlebien am Grunde eines Blattstiels von der lebenden **Hemitelia capensis**. Fig. 1. (rechts) Aphlebien am Blatte der Steinkohlenart **Sphenopteris crenata** Lndl. (Nach Schimper.)

infolge der Verkleinerung der Fiederblättchen zu Ende eines jeden Jahres. Dieselbe Beobachtung kann man bei einigen Arten der Gattung *Hymenophyllum* (H. interruptum, H. plumosum) machen.

Die Gattung *Gleichenia* (Fig. 120a) hat grosse, gabelige Blätter, welche ebenfalls jahrelang nachwachsen. Das Wachstum erfolgt hier aus dem immer lebendigen, am Ende der Gabeln befindlichen Scheitel, der in kleinen Blattabschnitten eingehüllt ist, so dass er eine Knospe nachahmt. Wenn eine neue Gabel aus der Knospe herauswächst, sitzen an ihrer Basis die Hüllenabschnitte als kleine Blättchen, welche von Manchen (Potonié u. a.) als besondere Adventivblätter (Aphlebien) angesehen wurden.*) Die Blätter der Gleichenien sind daher nicht dichotomisch geteilt, weil sie einen

*) Die sogen. Aphlebien (Fig. 121) kommen an der Basis der Blattstiele oder an der Hauptrippe der gefiederten grossen Blätter einiger exotischer, hauptsächlich baumartiger Farne (bei den Cyatheaceen, dann bei Lomariopsis sorbifolia), ferner häufig an Blättern palaeozoischer Farne vor. Es sind dies blattartige Auswüchse, welche infolge der Teilung und Gestalt ihrer Abschnitte dem Blatte, welchem sie aufsitzen, gar nicht ähnlich sind. Es hat den Anschein, als ob aus einem Farne eine andere Farnart hervorwachse. Ich hatte selbst leider nicht die Gelegenheit diese wunderbare Sache zu untersuchen, möchte aber aus mangelhaften Angaben der Autoren urteilen, dass hier vielleicht nur

Vegetationsgipfel besitzen, welcher in Form der ruhenden Knospe zwischen den beiden Gabelästen sitzt.

Die sonderbarsten Blätter hat in dieser Beziehung die Gattung *Lygodium*. Hier wachsen aus dem dichotomisch verzweigten unterirdischen Rhizom dünnstielige Blätter, welche in flache Seitenabschnitte geteilt sind, während die Rachis unendlich weiter wächst, indem sie meterweit an Bäumen fortklimmt. Das junge Ende segmentiert also unausgesetzt neue seitliche Abschnitte, welche allerdings so wie Seitenblätter an einem rankenden Stengel aussehen. An den Glashausarten, welche zu beobachten ich Gelegenheit hatte, sterben aber diese Blätter in 1—2 Jahren ab und bilden sich neue Blätter aus den Rhizomen. Sonderbar ist es, dass auch die seitlichen Abschnitte dieser Blätter zwischen 2 Gabeln einen stabilen Knospenscheitel wie *Gleichenia* (Fig. 122) besitzen. Ich habe aber niemals beobachtet, dass aus dieser »Knospe« wiederum ein Blatt auswachsen würde. Vielleicht kommen in der Natur dennoch solche Fälle vor.

Auch die *Lindsaya scandens* Mett. (Portorico) hat sehr lange, hoch klimmende Blätter, welche mehrmals gefiedert sind und deren Blattfieder ersten Grades an der Rachis paarig gestellt sind. Die Blätter treten aus einem kriechenden Rhizome hervor.

Rundliche Blätter, so namentlich die Mantelblätter einiger *Platycerien* wachsen fast an ihrem ganzen Umfange und sind auch in der Jugend mit dem Rande nach innen eingerollt. Die runden Blätter von *Trichomanes peltatum* und *T. Hildebrandtii* wachsen am ganzen Umfange, sind aber in der Jugend flach, nicht eingerollt.

Eine Eigentümlichkeit der Farnblätter sind die Epidermiszellen, welche in der Regel Chlorophyllkörner enthalten, was bei den Phanerogamen eine Seltenheit ist. Im Ganzen ist nicht nur das Epidermis- sondern auch das innere Gewebe des Blattmesophylls sehr zart, weshalb die Farnblätter fast ausnahmslos dünn, leicht verwelkend sind. Aus diesem Grunde suchen die Farne in der Natur schattige und feuchte Standorte auf. Solche Farne bilden häufig an der Oberfläche der Blätter weder Spaltöffnungen noch eine Epidermis und besitzen auch keine inneren Athmungshöhlen. Sie verhalten sich also etwa so, wie Wasserblätter. Häufig geschieht es auch, dass dieselbe Art in Formen, die im Schatten und im Feuchten wachsen, keine Spaltöffnungen besitzt, während bei Formen von trockeneren und lichten Standorten Spaltöffnungen vorhanden sind. Hieraus ist auch zu

---

adventive Knospenauswüchse an den Blattrippen vorliegen. Potonié hat neulich darauf aufmerksam gemacht, dass die Aphlebien auf den lebenden Baumfarnen sowie bei den ausgestorbenen Formen schon im jüngsten Blattstadium, wo die jungen Blattspitzen noch eingerollt sind, auf den Hauptrippen vorhanden sind und dem zufolge die Funktion haben, die jungen Blattteile zu decken und zu schützen. Die interessante Erscheinung sollte noch eingehend am lebenden Materiale in den Tropenländern ermittelt werden. Diese Aphlebien sind jedenfalls mit den oben erwähnten aphlebienartigen Blattabschnitten an den ruhenden Knospen der Gleichenien nicht zu verwechseln

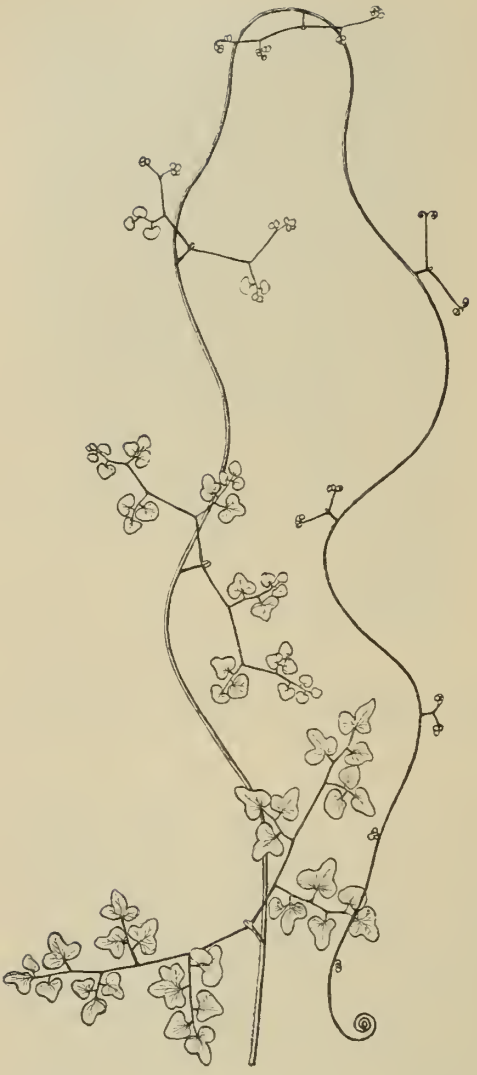


Fig. 122. **Lygodium scandens**, ein windendes Blatt mit unbegrenztem Spitzenwachstum. (Original.)

ersehen, wie leicht und rasch die anatomischen Eigenschaften der Organe unter dem Einflusse der Lebensbedingungen sich verändern.

Nur wenige Farne sind wahre Xerophyten und diese sind immer an der Unterseite des Blattes und an den jungen Pflanzenteilen von einem dichten Pelze von rostigen Spreuschuppen geschützt. Zur Trockenzeit rollen sich die Blätter so, dass die grüne Oberseite nach Innen und die mit Spreuschuppen bedeckte Unterseite nach Aussen kommt (*Ceterach*, *Cheilanthes, Notholaena, Woodsia* u. A.).

Ein sehr eigenartiger Farn ist *Jamesonia nivea*, welche in den Paramos in der Höhe von 3000 m wächst. Die bis 30 cm hohen Blätter haben einfache, von einem weissen Filze bedeckte und in eine walzenförmige Ähre eingerollte Abschnitte. In dieser Ähre bilden sich kleine Athmungskammern, welche so vor der abwechselnden unfreundlichen Witterung der Gegend geschützt sind. Die Farne *Niphobolus nummularifolius* und *Polypodium piloselloides* sind Epiphyten auf den der Sonne ausgesetzten ausgedörrtesten Baumstämmen. Sie haben winzige Blättchen (also eine kleine Verdunstungsfläche), welche zur Regenzeit viel Wasser einsaugen können. Auch andere tropische Farne trocknen an den Baumrinden, auf welchen sie vegetieren, zur Trockenzeit aus und leben im Regen wieder auf.

Die Nervatur der Farne (Fig. 123) ist zwar von höchst mannigfaltiger Zusammensetzung, aber immer so eigentümlich, dass ein erfahrener Botaniker auch ein kleines Bruchstück eines sterilen Farnes nach der Nervatur als Farn zu bestimmen vermag. Im Allgemeinen ist diese Nervatur verzweigt und könnte in dieser Beziehung mit den Blättern der Dicotylen

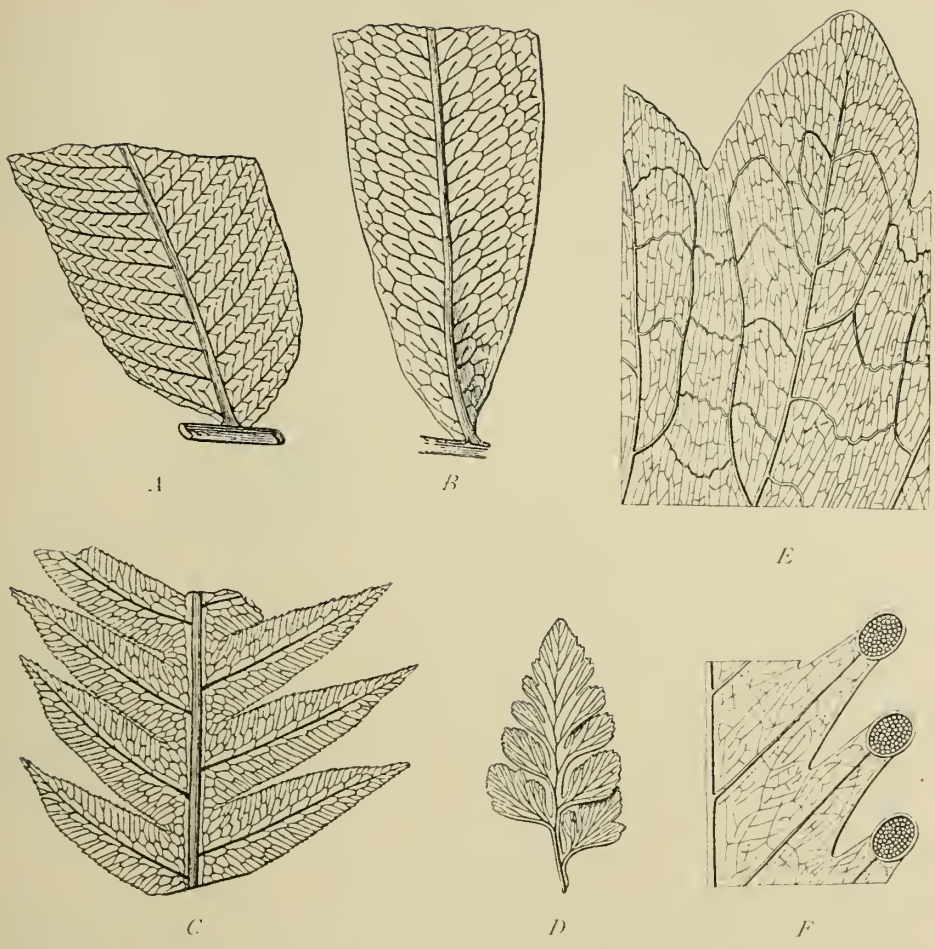


Fig. 123. Einige Typen der Blattaderung bei den Farnen. A) Meniscium reticulatum, B) Polypodium, neriifolium, C) Woodwardia radicans, D) Asplenium Adiantum nigrum (nach Luerssen), E) Phymatodes quercifolia, F) Lecanopteris carnosa (nach Presl).

verglichen werden. Ihnen gegenüber kann man beiläufig folgende Unterschiede hervorheben. Die Hauptnerven verzweigen sich nicht stufenweise in immer schwächere, sondern es pflegen die Adern der zweiten und dritten Stufe durchweg gleich stark zu sein. Zwischen den Adern bleibt immer eine namhafte Fläche von Mesophyll übrig. Die Aderung ist verhältnismässig dünn und von dem Mesophyll scharf abgegrenzt, so dass sie entweder scharf hervortritt oder scharf durchleuchtet. Die Aderung ist häufig gabelig oder netzförmig, die letzten Verzweigungen der Adern enden frei im Mesophyll oder sind auch am Ende knötchenförmig verdickt (Nephrolepis, Polypodium caespitosum).

Zu dem letzten Punkte wäre zu bemerken, dass die Konfiguration der netzförmigen Nervatur bei den Farnen manchmal von so eigentümlichem

Charakter ist, dass wir bei den Dicotylen nirgends einen ähnlichen Fall finden, obzwar auch bei den Letzteren die Mannigfaltigkeit der Nervatur fast ins Unendliche geht. Als Beispiel siehe die Figur 123. Wem daran liegt, sich in dieser Beziehung näher zu belehren, dem empfehlen wir die Arbeiten von Presl, Ettingshausen und Mettenius.

Presl hat es versucht, nach charakteristischen Typen der Nervatur die Gruppen und Gattungen zusammenzustellen. Dieser Versuch führte aber nicht zum Ziele, weil häufig in einer und derselben Gattung (z. B. bei Polypodium) die mannigfaltigsten Nervaturstypen vorkommen. In Verbindung mit der Form der Sori kann allerdings die Nervatur sehr wichtig bei der Beurteilung fossiler Farnabdrücke sein. Ohne Sori kann sie aber sehr täuschen. Es ist das, kurz gesagt, ein anatomisches Merkmal, welches in der Systematik erst in zweiter Reihe von Bedeutung sein kann.

Eigentümlich ist die Bekleidung der Farne, welche in den allerhäufigsten Fällen aus Spreuschuppen (paleae) besteht. Es sind dies Trichomgebilde in Gestalt flacher Schüppchen, von brauner Farbe, häutig, aus einschichtigen und gleichförmigen, bald absterbenden Zellen zusammengesetzt. Häufig endet ihre Spitze in eine kugelige, Schleim ausscheidende Drüse (Fig. 124). Sie sind zumeist flach und erreichen die Länge bis von einigen Centimetern, manchmal wieder schmal bis haarförmig. Sie bedecken die Blattstiele und die Hauptrippe des Blattes, dann die noch eingerollten jungen Blätter, indem sie als Schutzmittel und zur Erhaltung und Zuleitung von Wasser dienen. Bei unseren Arten der Gattung *Aspidium* und *Athyrium*, dann bei der exotischen, baumartigen *Alsophila* kommen sie in besonders reicher Menge vor. Am Stamme der Gattung *Cibotium* sehen die Spreuschuppen wie lange, dichte Haare aus, welche namentlich das junge Stammende bedecken.

Sehr abweichender Natur sind die Spreuschuppen der Gattung *Platycerium*. Sie sind länglich-lanzettlich und mit einem aus braunen, langen und ungewöhnlich verdickten Zellen gebildeten Mittelnerv versehen. Sie bedecken dicht blos die jungen Blätter, während an den älteren sich nur ein dichter, sternförmiger Filz befindet. Auch *Asplenium Trichomanes* hat Spreuschuppen mit einem Mittelnerv.

Bei der Gattung *Gymnogramme* reduzieren sich die Spreuschuppen auf ein kleines, einzelliges Härchen, welches mit einer kugeligen, einen weissen oder gelblichen Staub (längliche Krystalle) ausscheidender Drüse endigt. Von diesem Staub ist die ganze Pflanze bedeckt (Gymnogramme sulphurea). Ähnliche kleine, einzellige und drüsige Härchen hat an den Blättern auch *Polypodium Robertianum*, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Drüsen ein klebriges Sekret ausscheiden (Fig. 124).

Die Gattung *Hymenophyllum* hat an den Blättern einiger Arten sternförmige, vielarmige, ziemlich grosse, langgestielte Haare. Die grünen, saftigen Rhizome der Art *Polypodium sinuosum* Wall. u. verw. haben Spreuschuppen in Gestalt rundlicher Schildchen (Fig. 124), welche mittelst eines

kurzen Stielchens an das Rhizom fest angedrückt sind, wodurch Letzteres wie dunkel gefleckt aussieht. Die zellige Zusammensetzung dieser Schildchen ist jener der Spreuschuppen bei *Aspidium Filix mas* ähnlich. Am Rande der flachen, breiten Blätter des *Trichomanes membranaceum* kommen auch grosse schildförmige Schüppchen vor. Auch anderwärts bei Farnen sind solche schildförmige Schüppchen nicht selten. In einigen Fällen verlängert sich der Vorderrand eines solchen Schüppchens in ein langes, abstehendes Haar.

Der Filz von *Polypodium Lingua* (Niphobolus) besteht aus ganz kurzgestielten, winzigen, mehrarmigen Sternhärchen (Fig. 124). Ähnlich verhält es sich mit dem Filze der Gattung *Platycerium*, nur mit dem Unterschiede,

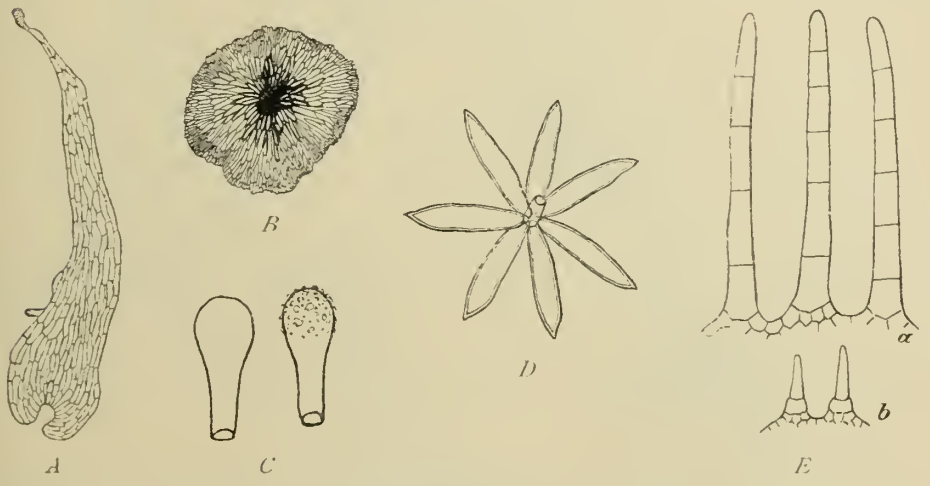


Fig. 124. A) **Cystopteris fragilis**, Spreuschuppe, vergr., (nach Sadebeck); B) schildförmige Spreuschuppe von **Polypodium sinuosum** (nach Diels); C) ein Drüsenhaar von **Polypodium Robertianum**; D) ein Sternhaar von **Polypodium Lingua**. E) Haarformen auf den Blättern: a) **Aspidium macrophyllum**, b) **Pellaea aspera** Bak. (Original.)

dass hier die Arme der Sternhaare länger und dünner sind. Die jungen Teile und Erneuerungsknospen der Blätter mancher *Gleichenien* sind häufig mit sehr grossen, flachen Spreuschuppen bekleidet (G. vestita u. a.). Diese Spreuschuppen sind am Rande lang gewimpert und gehen nicht selten (G. arachnoidea) in kleinliche Schüppchen über, welche uns endlich nur Büschel krauser, langer, nur am Grunde verbundener Haare (ehemaliger Blattwimpern) vorstellen. Durch die Haare erscheint dann das Blatt dicht filzig. Es hat den Anschein, als sollte man bei den Farnen echte Spreuschuppen und haarförmige Umwandlungen derselben von den ein- und mehrzelligen Haaren unterscheiden, welche in grosser Menge auf der Epidermis hervorwachsen und keine Übergänge zu den Spreuschuppen zeigen. Es kommen ja auch solche Fälle vor, wo solche Haare das ganze Blatt dicht bekleiden, obwohl nebstdem flache Spreuschuppen die Blattbasen und die junge Knospe decken (*Aspidium macrophyllum W.* Fig. 124). *Aspidium*

deltoideum Sw. (Portorico) besitzt ebenfalls an allen Blättern dichte, einzellige, kleine Haare, mit starken Zellwänden, nebstdem aber auch lange, einfache, 3—5zellige Haare auf der Rachis. Diese Haarformen gehen nirgends in flache, grosse Spreuschuppen, welche besonders die Blattstiele decken, über. Eine ähnliche Haarbildung zeigt *Pellaea aspera* Baker (Mexiko), welche nebst den Spreuschuppen auf der Oberfläche der Fiederblättchen harte, zweizellige, dornenartige Haare besitzt, welche zu zweien den erhabenen Höckern aufsitzen. Beide bereits erwähnten Haarbildungen entsprechen den echten Haaren der Phanerogamen.

Das wunderbarste Indument weist in dieser Beziehung das in Glashäusern verbreitete *Acrostichum crinitum* L. (Centralamerika) auf, welches mit langen, vom Blatte senkrecht abstehenden, schwarzbraunen, steifen Haaren besetzt ist. Diese grossen Haare sind drehrund, aus breiter Basis allmählich kegelig verschmälert und aus zahlreichen, gestreckten, dichten, dickwandigen, braunen Zellen zusammengesetzt. In der Linie, in welcher sie mit dem Blattgewebe zusammenhängen, beobachtet man schroff abgetrennte, kleine, sehr dünnwandige Zellen, und in dieser Linie brechen sich die Haare leicht ab. Unter den letzteren befinden sich am Blatte noch höchst kleine, mit blossem Auge kaum bemerkbare Härchen, welche die Blattoberfläche überall dicht bedecken. Diese winzigen Haare sind gänzlich anders gebaut und bilden nirgends Übergänge zu den grossen Haaren (den echten Spreuhaaren). Sie sind aus 3—5 sehr dünnwandigen, wasserhellen Zellen gegliedert und enden mit einer ellipsoidischen, grösseren, drüsenartigen Zelle. Was für Funktion diese Härchen haben, ist wohl nicht bekannt.

Ätherische Öle ausscheidende Drüsen wie bei den Phanerogamen gibt es unter den Farnen nicht, deshalb sind auch die Blätter derselben niemals aromatisch.

Dornen und Stacheln von Trichombeschaffenheit sind bei den Farnen fast ganz unbekannt. Nur bei einigen Arten der Gattung *Alsophila* befinden sich an den Seiten der Blattstiele scharfe Dornen von mässiger Grösse, welche häufig bis in die Spreite auf der Hauptrippe übergehen. Von einer sonderbaren Tracht ist in dieser Beziehung die Farnart *Lindsaya fumarioides* Sw. (West-Indien), deren Blätter sind gross, lang, bis viermal fiederspaltig, mit kleinlichen, einnervigen letzten Abschnitten (Fig. 125). Auf den Hauptrippen sitzen harte, bis 1 cm lange, häufig hackig gekrümmte Dornen von metablastematischer Beschaffenheit. Vermittelst dieser Dornen klimmen die Blätter an Bäumen und verschiedenen Gegenständen.

Hier können wir auch der eigentümlichen drüsigen (makroskopischen) Stellen Erwähnung tun, welche sich an der Basis der Hauptblattabschnitte der gemeinen *Pteris aquilina* vorfinden. Sie beinhalten zahlreiche Spaltöffnungen, aus denen sich angeblich zu gewissen Zeiten ein süsser Saft absondert, weshalb sie unvernünftigerweise »Nektarien« genannt wurden, obzwar sie mit den Nektarien im Sinne der Phanerogamen nichts Gemein-

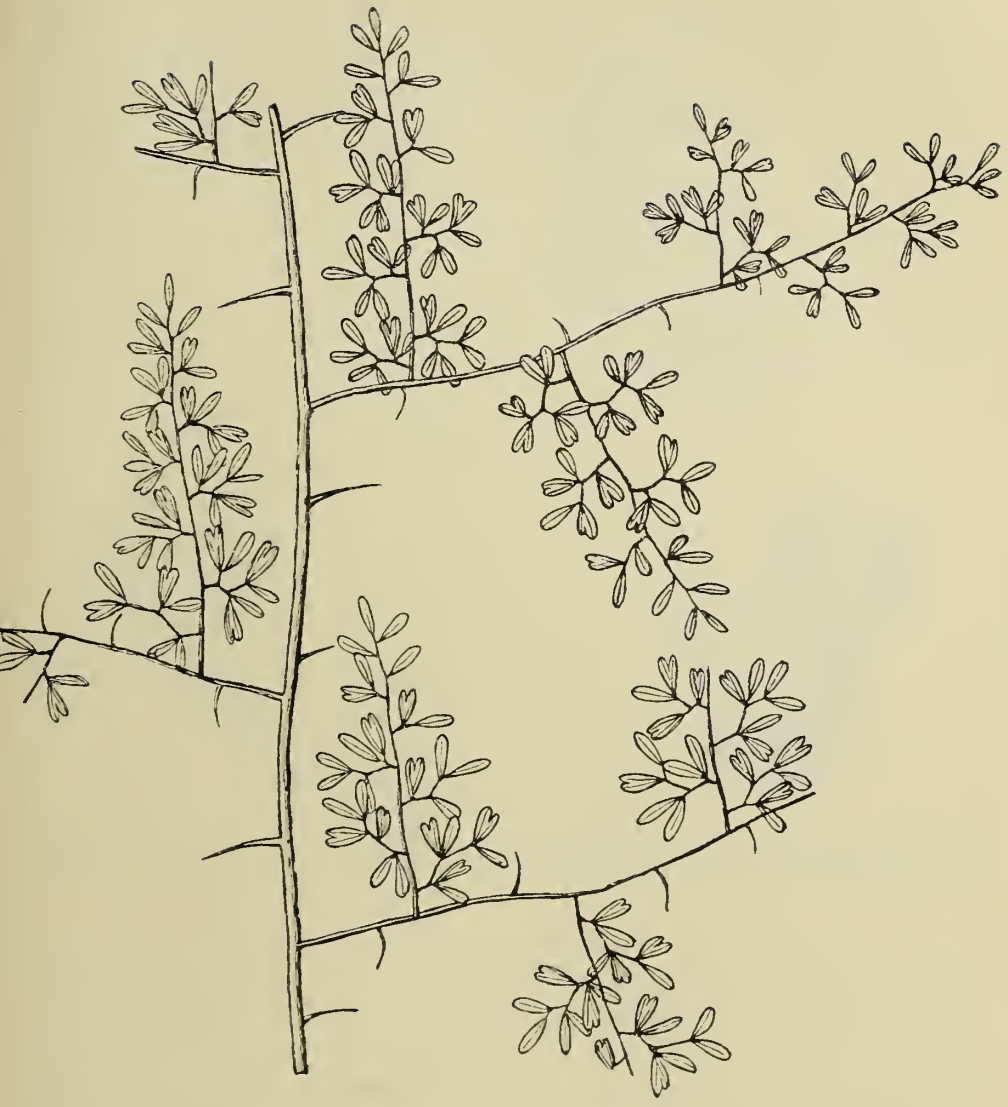


Fig. 125. **Lindsaya fumarioides** Sw. Ein Blattstück mit harten Dornen. (Original.)

sames haben. Auch bei einigen Arten der Gattungen *Alsophila*, *Cyathea* und *Hemitelia* befinden sich an beiden Seiten des Blattstiels und an der Basis der Blattfiedern bis einige Millimeter grosse Stellen, deren Bedeutung (ähnlich wie bei Pteris aquilina) bisher nicht aufgeklärt ist. Sie dürften wohl eine ähnliche Funktion haben wie die Lenticellen.

Das letzte Moment, welches die Farnblätter gegenüber den Phanerogamen charakterisiert, ist die unbedeutende Metamorphose der Blätter an der Pflanze. Gewöhnlich unterscheidet sich von den später

Fig. 126. Polypodium quercifolium, ein emporkriechendes Rhizom, mit einem Nischenblatt (N). (Nach Goebel.)

entwickelten Blättern das erste Blatt oder der Kotyledon, obzwar diese Differenz nicht so bedeutend ist wie bei den Phanerogamen. Nach dem Kotyledon folgen bereits Blätter, die im Ganzen gleich gestaltet sind, nur die ersten sind mehr oder weniger geteilt und kleiner. Die Veränderungen in Hochblätter, Bracteen, Schuppen und Ranken u. s. w. kommen bei den Farnen nicht vor. Der Stamm oder Stengel trägt lebenslang fortwährend dieselben Blätter. Eine kleine Ausnahme in dieser Beziehung bildet die gemeine *Osmunda regalis*, deren mit jungen Blättern versehener Stammscheitel zur Winterszeit (wie die Winterknospen der Bäume) von breiten, spreitelosen Schuppen umhüllt ist. So wechselt immer ein Cyklus grüner mit einem Cyklus schuppiger Blätter ab. Auch die unterirdischen Rhizome von *Struthiopteris germanica* tragen Schuppen, welche denen mancher Phanerogamenrhizome ähnlich sind.

Die sogenannte Heterophyllie der Farne schlägt allerdings nicht hieher ein. Viele Farne entwickeln nämlich eine zweifache Blätterform, häufig pflegt diese Heterophyllie mit der Fruktifikation verbunden zu sein.

Am bemerkenswertesten sind in dieser Beziehung die sogenannten Nischen- oder Mantelblätter einiger exotischen *Polypodien* und *Platycerien*. *Polypodium quercifolium* L. z. B. klimmt an den Baumstämmen hin und hat zweierlei Blätter: die einen sind fast rund, ringsum blos zähnig, fest an den Stamm angedrückt, und die anderen gestielt, länglich, fiederteilig, vom Stamme abstehend, also den vorher beschriebenen ganz unähnlich (Fig. 126). Goebel hat zuerst die biologische Bedeutung der angedrückten Mantelblätter richtig aufgeklärt. Hinter diesen Blättern sammelt sich nämlich am Stamme eine Menge von Humus, welcher durch das Mantelblatt von aussen bedeckt fortwährend eine genügende Feuchtigkeit erhält, die dann durch die Wurzeln in die ganze Pflanze geleitet wird.

Eine ähnliche Bedeutung haben auch die Mantelblätter der *Platycerien*, grosser und sonderbar gestalteter, ebenfalls in den tropischen Urwäldern

an Stämmen epiphytisch lebender Farne. Dieselben bilden eine Art rundlicher, an den Stamm angedrückter und eine zweite, vom Stamme abstehender, flacher, geweihförmig geteilter Blätter, von denen einige später auch fruktifizieren. Auf diese Weise bekommen diese Farne ungewöhnliche Tracht. Bei einigen Arten kann man Übergänge zwischen den Nischenblättern und den abstehenden Fruchtblättern verfolgen. Das grösste Extrem in dieser Beziehung stellt das abgebildete *P. alcicorne* (Taf. I.) dar, dessen junge Keimpflanze hatte ich die Gelegenheit näher zu beobachten (Fig. 127). Die ersten Blättchen, welche aus dem Prothallium hervortreten, sind klein, ganzrandig, an der Basis keilförmig verschmälert und ganz nervenlos. Erst das vierte oder fünfte Blatt legt sich flach an das Substrat und erhält die runde Form eines genervten Nischenblattes. Später entwickeln sich

Fig. 127. **Platycerium alcicorne.** Junge Keimpflanze mit zwei ersten einfachen Blättchen, links älteres Stadium, in welchem sich schon die runden Nischenblätter bilden. (Original.)

auch die abstehenden geweihartigen Blätter. Auf diese Weise besitzt das *P. alcicorne* dreierlei Blätter an einem Individuum.

Von gleicher Bedeutung sind auch die vielfach in kleine Blättchen geteilten, an den Stamm angedrückten Blätter des molukkischen Farnes *Teratophyllum aculeatum* Mett. (Fig. 128), von dem Karsten interessante Nachrichten gibt. Die winzigen Fiederblättchen desselben dienen zum Einsaugen des Wassers am Stamme, während die anderen gestielten, grossen, abstehenden, einfach gefiederten Blätter der Assimilation und wahrscheinlich auch der Fruktifikation dienstbar sind.

Übrigens begegnen wir bei den Farnen sehr häufig Blättern von zweierlei Form, deren Differenzierung entweder durch den Einfluss der Lebensweise oder zum Behufe der Sporangienbildung entstanden ist. So sind bei der wasserbewohnenden Art *Ceratopteris thalictroides* die unteren Blätter wenig geteilt, breit- und flachgefiedert, an der Oberfläche des Wassers schwimmend, während die oberen aufrecht, aus dem Wasser emporragend, mehrfach geteilt und mit linealen Fiederabschnitten versehen

Fig. 128. **Teratophyllum aculeatum**, mit dimorphen Blättern. (Nach Karsten.)

sind. Einige von diesen emersen Blättern gelangen ebenfalls zur Fruktifikation.

Die australische Art *Niphobolus serpens* J. Sm. hat die sterilen Blätter klein, kurz gestielt, fast rund, dagegen die fruktifizierenden langgestielt, schmal-länglich und bedeutend grösser. *Rhipidopteris peltata* Schott. (Fig. 129) hat die sterilen Blätter klein, die fertilen flach, ganzrandig, fast rund. Bei *Davallia pinnatifida* Sw. sind die sterilen Blätter breit eiförmig-länglich, die fertilen fiederteilig (etwa wie bei Polyp. vulgare). *Onoclea sensibilis* L. besitzt ebenfalls sehr abweichende sterile und fertile Blätter. Unser einheimisches *Blechnum Spicant* hat die sterilen niederliegenden Blätter mit flachen Abschnitten, die fertilen dagegen aufrecht mit linealen Abschnitten. Bei *Struthiopteris germanica* sind die fertilen Blätter infolge der Einrollung

der sporentragenden Abschnitte eher einer aufrechten Ähre ähnlich, wodurch sich diese Blätter von den grünen, flachen, sterilen sehr auffallend unterscheiden. Etwas Ähnliches sehen wir bei *Trichomanes spicatum* Hdw.

Sehr häufig kommt es vor, dass auch der fruktifizierende Teil des Blattes anders geformt ist, als der übrige sterile Teil desselben Blattes. So ist der obere fertile Teil von *Osmunda regalis* anders gebildet als der untere mit grünen und flachen Abschnitten versehene. *Aneimia* (Fig. 130) hat den mittleren Abschnitt gefiedert, mit flachen und breiten Blättchen, die beiden seitlichen Blattabschnitte jedoch in einen rispenförmigen Fruchtstand verwandelt. Die bekannten Gattungen *Ophioglossum* und *Botrychium* haben das Blatt in zwei Hälften geteilt, von denen die eine fertil und die andere grün und steril ist. Dabei ist noch der Umstand interessant, dass beide Hälften gegenständig sind; bei *Ophioglossum vulgatum* (Fig. 131) umfasst gar die flache Hälfte die fertile (ährenförmige). Diese zweiseitige Teilung der Blätter (manchmal ist bei Botrychium in abnormaler Weise die fertile Hälfte in eine sterile, der anderen Hälfte ähnliche umgewandelt — wo dann die Oberseite dieser Hälfte zur Oberseite der anderen gewendet ist), zu welcher wir nirgends wo ein Analogon anführen könnten, lässt sich nur auf die Weise erklären, dass tatsächlich das Blatt am Rhizom als terminales Organ sich entwickelt (also ein Beispiel von einem Terminalblatt), wo es eigentlich gar keinen Stammscheitel gibt, weil das Rhizom als Achse hier blos aus den Basen der einzelnen Blätter zusammengesetzt ist. Das Blatt ist hier eigentlich dichotom geteilt, welche Dichotomie sich neuerdings in der genauen dichotomen Teilung des Rhizoms manifestiert, was freilich leicht begreiflich wäre, wenn wir von unserer Deutung der gegliederten Rhizome ausgehen.

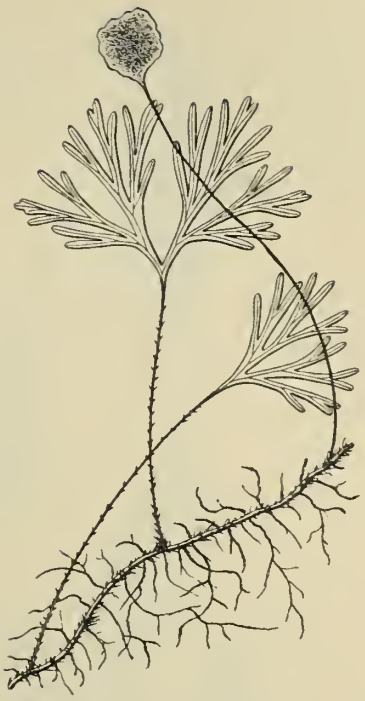


Fig. 129. **Rhipidopteris peltata**, mit einem Sporophylle und zwei sterilen Blättern. (Nach Diels.)

Die Blätter der Farne entwickeln nur sehr selten Nebenblätter (stipulae). Am mächtigsten sind dieselben bei den Gattungen der Familie der *Marattiaceen* entwickelt, wo sie (z. B. bei *Danaea*, *Marattia* und *Angiopteris* Fig. 1., Taf. I.) die Gestalt grosser, fleischiger Ohren an der Basis der Blattstiele erhalten. In der Jugend umhüllen sie äusserlich das ganze junge Blatt. Sie sind nämlich am Blattstiele seitlich angewachsen, aber seine

vorderen Ränder decken zur Reifezeit die Basis des Blattstieles. Auch später noch decken diese Nebenblätter ganz dicht den jungen Stammscheitel. Im Alter, wo das Blatt schon samt dem Stiele abgefallen ist, bleiben noch beide Nebenblätter als zwei grosse, dicke Klappen an dem rundlichen Stamme sitzen. Die Nebenblätter der Art *Marattia Ascensionis*

Fig. 130. **Aneimia Phyllitidis**, ein Blatt mit zwei fertilen Fiedern. (Nach Diels.)

J. Sm. kann angeblich auch zu kleineren Blattabschnitten aufwachsen, an denen sich sogar Sporangien bilden. Die fleischigen Nebenblätter der kultivierten Arten von *Marattia* und *Angiopteris* lassen sich sehr gut vegetativ vermehren, denn abgeschnitten und eingesetzt treiben dieselben rasch Adventivknospen. Nach Raciborski dienen diese Nebenblätter auch in der Natur zur vegetativen Vermehrung.

Die Basis der Blattstiele von *Osmunda regalis* (Taf. II.) sind stark scheidenförmig erweitert und namentlich in der Jugend in membranartige, rundliche Nebenblätter umgewandelt, welche ebenfalls den jungen Achsenscheitel decken und schützen. Hier sind also die Nebenblätter blosse Erweiterungen des Blattstiels. Auch bei der Gattung *Todea* ist die Blattstielbasis scheidenförmig erweitert.

Eine eigene Erscheinung sind die gelenkartig aufgeschwollenen Blattstiele mancher Arten von *Angiopteris* und *Marattia*. Diese Gelenke findet man nicht nur am Hauptblattstiel, sondern auch an der Hauptrachis und an der Basis der Blattabschnitte. Über deren Bedeutung ist bisher nichts bekannt. In der Mitte gegliederte Blattstiele hat auch der interessante exotische Farn *Oleandra neriiformis* Cav.

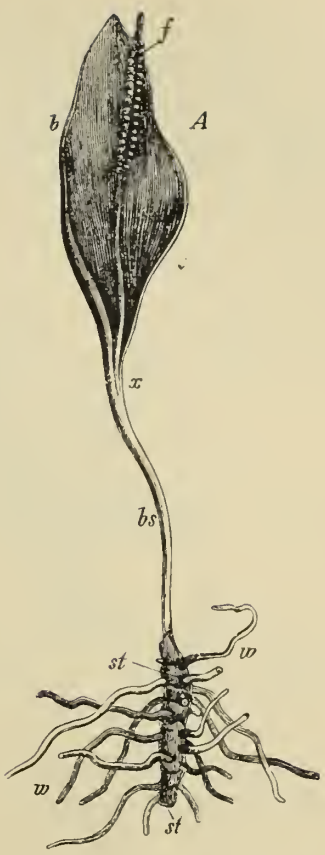


Fig. 131. Ophioglossum vulgatum, Fruchtpflanze, b) sterile, f) fertile Blatthälfte, st) Stamm, w) Wurzeln.

Die Reduktion der Farnblätter ist ebenfalls eine Seltenheit, wenn davon überhaupt die Rede sein kann. Hier würden einzig die Blätter mehrerer Arten der Gattungen *Trichomanes* und *Hymenophyllum* gerechnet werden können, welche schon zufolge ihrer Unbedeutenheit, Zartheit, namentlich aber wegen ihrer anatomischen Einfachheit den übrigen Farnen gegenüber eine Ausnahmsstellung einnehmen. Die Mehrzahl derselben hat die Blattspreite blos einschichtig, ohne Spaltöffnungen. Die, die Blattspreite durchlaufenden Nerven enthalten blos dickwandige, sklerenchymatische Zellen und kein Leitgewebe, sind also nicht einmal Gefässbündel und dienen blos als mechanisches Blattgerippe.

Die Blätter der Farne sind seltener einfach, ungeteilt (*Scolopendrium*, *Blechnum Pattersonii* und viele andere); gewöhnlich aber sind sie geteilt und zwar in höherem Grade. Eine sonderbare Erscheinung in dieser Beziehung ist die *Pellaea atropurpurea* Lnk. (Carolina), welche alle Übergänge von einfachen, herzförmig runden Blättern bis zu gefiederten mit einfachen, gelappten oder dreiteiligen Abschnitten aufweist. Noch mehr sonderbare Blätter hat *Aspidium deltoideum* Sw. (Portorico), deren untere Hälfte nur einfache, dreieckig eiförmige, wenig über 1 cm lange Abschnitte trägt, während in der oberen Hälfte bis 15 cm lange, gefiederte Abschnitte erscheinen (an A. Filix mas erinnernd). Die Blatt-

teilung hat einen monopodialen Charakter, die Blattabschnitte entwickeln sich nämlich in akropetaler Ordnung an der Blattspitze (Polypodium vulgare, Aspidium Filix mas, Osmunda u. a.). Der zweite Typus der Blattteilung stellt uns eine gabelige Teilung dar, wie wir dieselbe an den Blättern der *Gleicheniaceen*, an *Matonia sarmentosa* und *Lygodium* vorfinden. Besonders an den Erstgenannten ist diese Teilung höchst charakteristisch.

Fig. 132. **Adiantum pedatum**, fussförmig geficdertes Blatt. (Nach Diels.)

Hier teilt sich das Blatt zuerst in zwei Arme, diese abermals in zwei und so weiter. Jeder Gabelast hat seitwärts einfache, flache Abschnitte (Fig. 120a). Zwischen den Gabeln befindet sich die schon früher beschriebene »Knospe«, welche im nächsten Jahre neuerdings zu einem Gabelast aufzuwachsen vermag, so dass dann aus einem Punkte drei Arme auslaufen. Es ist beachtenswert, dass unter allen Gleichenien die einzige xerophytische Art *G. Platyzoma* F. M. (Australien) einfache, lang-lineale Blätter mit rundlichen Abschnitten besitzt, welche aus einem wagrechten, dicht spreuhaarigen Rhizome hervortreten. Auch *Lygodium* macht ähnliche Gabeläste

Fig. 133. Ungleichseitig entwickelte Blattfiedern: a) **Davallia Boryana** Presl, b) **Asplenium resectum** J. Sm. (Original.)

mit einer Mittelknospe, nur erfolgt dies lediglich in der ersten Hauptteilung, denn beide Gabeläste teilen sich sodann akropetal. Die genannte *Matonia* hat das ganze Blatt in mehreren Graden gabelästig geteilt und ausserdem noch zwischengabelige »Knospen«.

Hie und da kommt auch noch eine fussförmige Teilung des Blattes vor (folia pedata) nach dem Muster von *Adiantum pedatum* (Fig. 132). Vollkommen ist diese Teilung auch noch bei den Arten *Cheiropteris palmatopedata* und *Matonia pectinata* entwickelt.

Der Typus der gefingerten Teilung ist selten vertreten. Beispiele hievon haben wir an *Kaulfussia aesculifolia* und *Laccopteris elegans* Presl (fossil), wo aus einem Punkte mehrere gleichstarke und gleichgestaltete Blattfiedern auf einem gemeinschaftlichen Blattstiele auslaufen. Die Blätter der erstgenannten Art ähneln den Blättern der gemeinen Rosskastanie. Den Übergang zu diesem Teilungstypus bildeten allerdings die dreiteiligen Blätter. *Adiantopsis radiata* hat blos anscheinend gefiederte Blätter, denn an der Btattstielbasis selbst sieht man, dass die einzelnen Abschnitte fussförmig einer aus dem anderen hervorkommen.

Eigentümlich und vom biologischen Standpunkte aus mir unerklärlich ist die Teilung der Seitenblättchen bei *Nephrolepis Duffii* (Fig. 134). Hier teilt sich das rundliche Blättchen bis zur Basis in zwei, fast gleich grosse, ebenfalls runde Blättchen, von denen das obere auf dem unteren aufliegt. Nur an der Spitze des Blattes reicht diese Teilung nicht bis zur Basis. Es wundert mich, dass Goebel diese Eigentümlichkeit unbeachtet gelassen hat.

Unter den anderen in der Familie der *Hymenophyllaceen* vorkommenden Eigenartigkeiten wäre auch noch die sonderbare Teilung der Blätter bei der Art *Hymenophyllum pectinatum* hervorzuheben, welche

derart vor sich geht, dass die seitlichen Abschnitte abermals fiederteilig sind, jedoch nur an der Vorderseite, während die Unterseite (in der Richtung gegen den Blattstiel zu) ganzrandig bleibt. Diese ungewöhnliche Form der Fiederblättchen kehrt an Farnblättern der verschiedensten Verwandschaft recht häufig wieder. Die Fiederblättchen sind nämlich in der Weise ungleichseitig, dass die Mittelrippe nur den vorderen Fiederblättchenteil durchläuft, während er im unteren Teile desselben den Rand bildet (*Asplenium resectum* J. Sm. — Kamerun), oder läuft er am ganzen unteren Rande

Fig. 134. **Nephrolepis Duffii**, ein Blatt mit geteilten Blattfiedern. (Original.)

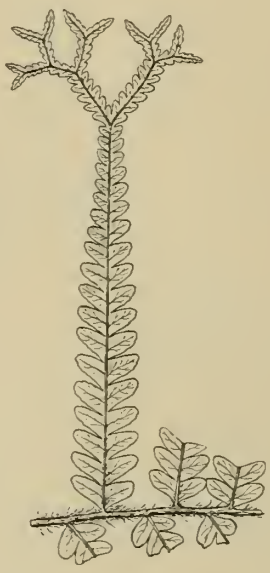


Fig. 135. **Aspidium Filix mas**, eine Blattfieder mit dichotomisch geteilter Spitze. (Original.)

hindurch, so dass die Blattspreite nur an der oberen Seite derselben entwickelt ist (*Davallia Boryana* Presl — St. Thomas. — Fig. 133).

Hier ist auch der Ort, von einer bekannten, an den Blättern in Gärten kultivierter Farne vorkommenden Erscheinung Erwähnung zu tun. Die Blätter und deren Abschnitte pflegen nämlich am Ende abnorm in zwei oder mehrere Gabeläste dichotomisch geteilt zu sein, wodurch das Blatt ein eigenes, krauses Ansehen erhält und demzufolge Pflanzen mit solchen Blättern in der Systematik als besondere Varietäten angeführt werden. Diese Teilung ist eine wahre Dichotomie (Fig. 135) und kommt an manchen Farnen sofort zum Vorschein, sobald wir dieselben aus der freien Natur in den Garten verpflanzen. So ist es fast unmöglich, das gemeine *Scolopendrium* ohne diese krause Verzweigung am Ende der Blätter im Garten aufzuziehen. Bei *Nephrolepis tuberosa* var. *dichotoma* Warb. sind sogar sämtliche seitliche Blattabschnitte regelmässig mehrmals dichotomisch

geteilt, wodurch die Pflanze eine fremdartige Tracht erhält. Die dichotomen Abschnitte sind übrigens vollkommen gesund, ja sie tragen selbst Sori. Diese Erscheinung kommt bei keiner Phanerogame vor, denn die abnorm geteilten Blätter und Kotyledonen bei den Dicotylen haben eine andere Bedeutung.*) In dieser Erscheinung bei den Farnen muss ein abnorm (durch die Veränderung der Lebensbedingungen) hervorgerufener Atavismus angesehen werden, denn, wie wir noch hören werden, erfolgt die gesamte

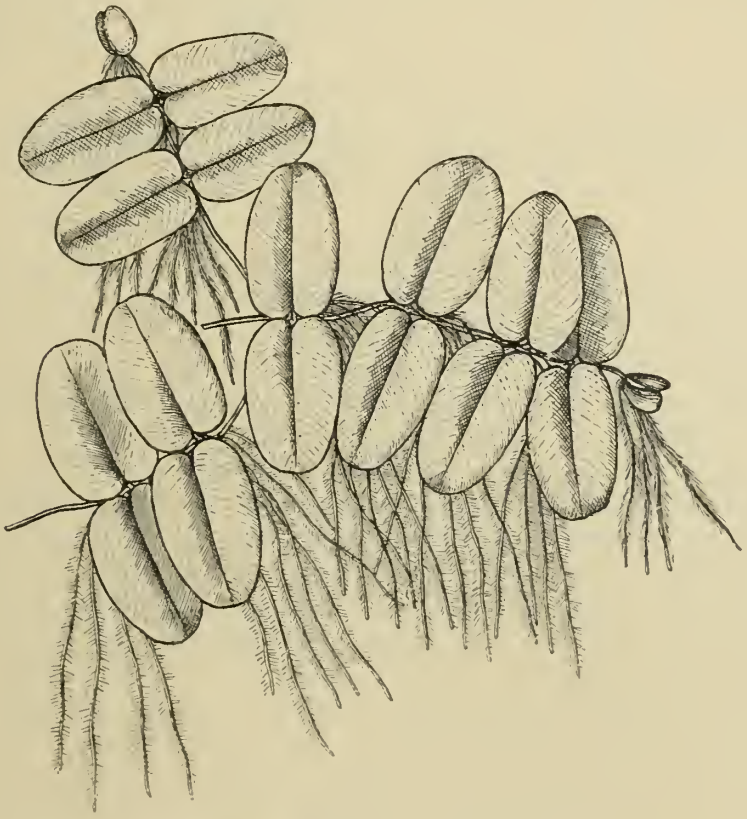


Fig. 136. **Salvinia natans**, Habitusbild in natürl. Grösse. (Original.)

Achsenteilung bei den Gefässkryptogamen nach dem dichotomen Typus. Weil nun aber die Blätter nur Bestandteile der Achsen sind, so ist es nicht überraschend, dass diese Eigenschaft auch an den Blättern zum Vorschein gelangen kann.

In der Literatur wird auch die merkwürdige Erscheinung angeführt, dass die den gabelförmig geteilten Blattabschnitten entnommenen Sporen sämtlich abermals Pflanzen mit geteilten Abschnitten produzieren, während

*) Von diesem Thema wird im ersten Kapitel des zweiten Teiles gehandelt werden.

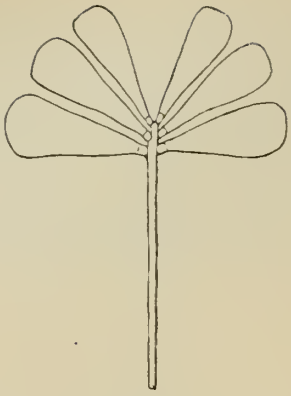


Fig. 137. **Marsilia quadrifolia.** Ein abnormes Blatt, mit 6 Fiederblättchen. (Original.)

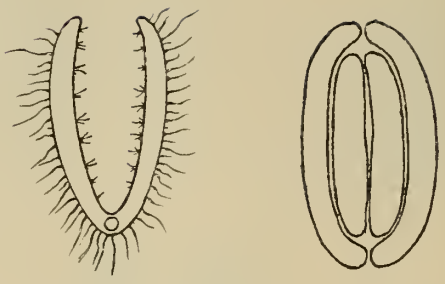


Fig. 138. Die Zusammenlegung des jugendlichen Blattes von **Marsilia** (rechts) und **Salvinia** (links). (Original.)

Sporen, welche ungeteilten Partieen desselben Blattes oder derselben Pflanze entnommen wurden, Pflanzen mit normalen Blättern (mit ungeteilten Abschnitten) hervorbringen.

Aber nicht allein die Blattabschnitte, sondern auch ganze Blätter werden in der Natur bei allen möglichen Farngattungen abnorm dichotomisch geteilt gefunden.

Die Blätter der vier Gattungen der Hydropteriden: *Salvinia, Azolla, Marsilia* und *Pilularia* sind im Vergleiche mit den anderen Farnen ganz anders gestaltet. Die erstgenannten zwei Gattungen haben überhaupt in dieser Beziehung mit den Farnen nichts gemein und — wie wir noch später sehen werden — stellen uns *Salvinia* und *Azolla* Typen vor, welche untereinander und mit den Farnen überhaupt wenig Verwandtes haben. Den Farnen ähnlicher sind in vielen Punkten bereits die Blätter der Gattungen *Marsilia* und *Pilularia,* welche auch untereinander in jeder Beziehung nahe verwandt sind.

Die Blätter der Gattung *Salvinia* (Fig. 136) sind an verzweigten Stengeln in dreizähligen Quirlen gestellt, die zwei der Wasseroberfläche näheren sind kurz gestielt mit einer flachen, grünen, abgerundeten Spreite. Der dritte, in das Wasser eingetauchte, ist in ein Bündel langer Fasern verwandelt und dicht mit Wurzelhärchen bekleidet. Hier hat also das Blatt die Gestalt und Funktion der Wurzel angenommen. Gleichgestaltete Wurzelhaare wie an den Wurzelblättern befinden sich übrigens auch an der Unterseite der flachen, grünen Blätter. Wahre Wurzeln entwickeln sich an der Pflanze überhaupt nicht. An der Oberfläche der flachen Blätter sind Bündel einfacher Härchen. Im Blatte befinden sich grosse, als Schwimmapparat dienende Luftkammern; an der Oberseite des Blattes zeigen diese Kammern polygonale Umrisse. In der Jugend ist das Blatt flach und im Mittelnerv der Hälfte nach zusammengelegt (Fig. 138) — es unterscheidet sich also in diesem Merkmale von den Farnen.

Die Blätter der Gattung *Azolla* sind an fadenförmigen, auf dem Wasser schwimmenden Stengeln in zwei Reihen abwechselnd zusammengestellt und insgesamt in zwei Lappen geteilt, von denen die oberen grün, dick und assimilierend, die unteren blass und zart scariös sind. Diese unteren Lappen erinnern sehr an die Stipularanhängsel mancher Selaginellen. Die oberen decken sich an der Oberfläche der schwimmenden Pflanze dachig. Die grünen oberen Lappen enthalten abermals Luftkammern, welche dem leichteren Schwimmen auf der Oberfläche des Wassers dienlich sind. Es nistet in denselben auch häufig *Anabaena*. In der Jugend sind die Blätter gerade.

Die Blätter der Gattung *Marsilia* (Fig. 102, 171) sind lang und dünn gestielt, am Ende in 4 keilige grüne Blättchen geteilt, welche gelenkartig dem Blattstiele aufsitzen. Diese Blättchen bilden zwei Paare, ein äusseres und ein zweites aus dem ersten einigermassen an einem kurzen Gelenke emporgehobenes inneres Paar. In der Jugend sind sie alle gerade aneinander gelegt (ein Schema in Fig. 138). Eine eigentümliche, von mir gefundene Abnormität zeigt Fig. 137. Hier ist noch ein weiteres Paar ober dem zweiten angesetzt, im Ganzen also 6 Blättchen. Es scheint daraus hervorzugehen, dass die ursprüngliche Form der Marsilienblätter mehrjochig paarig-gefiedert war. Diese paarige Fiederung ist nicht identisch mit derjenigen der Phanerogamenblätter, wo die paarige Fiederung durch die Verkümmerung des Endblättchens entstanden ist. Hier stellt jeder Ansatz mit 2 Blättchen eigentlich eine dichotomische Gabel dar, so dass hier wieder die dichotomische Blattteilung stattfindet, welche bei den Farnen so häufig verbreitet ist. A. Braun hat auch beobachtet, dass die Sporokarpien von *Marsilia Drummondii* sich nicht selten gabelig teilen — und die Sporokarpien sind doch nur ein umgebildeter Blattteil. Die Nerven der Blattspreite sind ganz dünn und strahlenförmig verlaufend. An den Blättchen zeigt sich Nachtschlaf, indem sich dieselben wie in der Jugend zusammenlegen. Die Spreite decken dichte, lange und einfache Haare.

Wenn das Wasser steigt und die Pflanze überschwemmt, so beginnen sich die Blattstiele der *Marsilia* stark zu verlängern (M. quadrifolia bis 30 cm) und unter das Wasser zu sinken, so dass nur die Spreite auf der Wasseroberfläche schwimmt, wobei alle 4 Blättchen gleich gross (immer etwas grösser als bei den Luftblättern) und regelmässig kreuzförmig auseinander gestellt sind. Es fruktifizieren aber stets nur die aus dem Wasser emporragenden Blätter.

In der Jugend sind die Blattspitzen ähnlich den Farnen spiralig eingerollt.

Bemerkenswert ist, dass in den mesozoischen Schichten die Gattung *Sagenopteris* verbreitet war, deren Blätter im Ganzen mit *Marsilia* übereinstimmen, nur mit dem Unterschiede, dass sie mehrmals grösser sind. Die Blättchen der genannten fossilen Art waren ebenfalls gelenkartig und fielen vom Blatte einzeln ab.

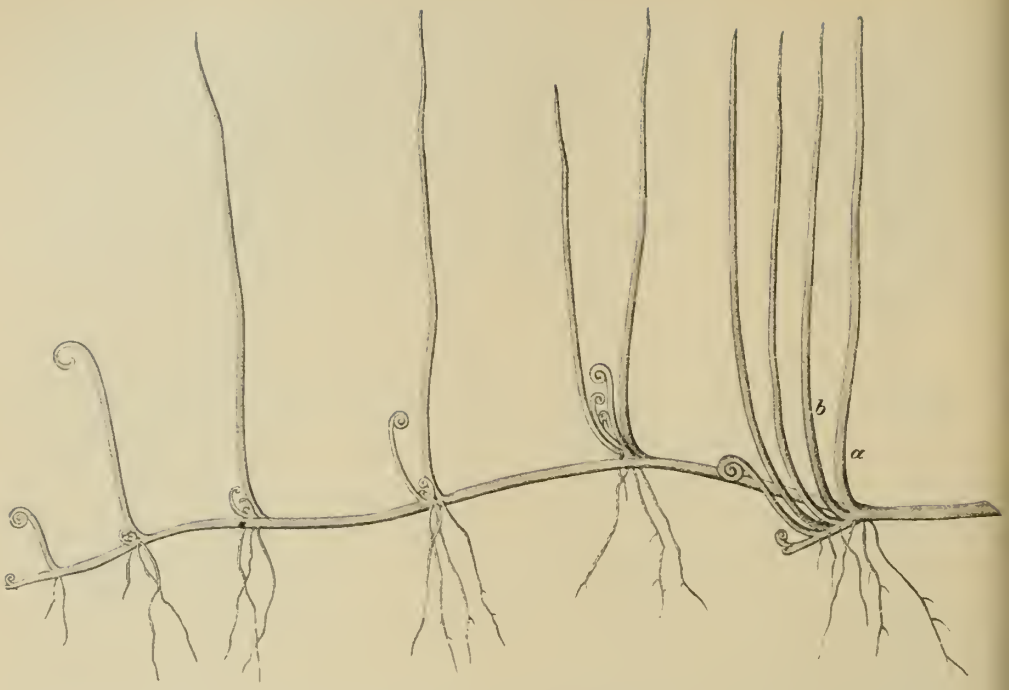


Fig. 139. **Pilularia globulifera.** Rhizomstück mit Seitenzweigen; a, b) ein Angularblatt bis zur Basis geteilt. (Nach Velen.)

Die Blätter der Gattung *Pilularia* sind denen der vorangeführten Gattung *Marsilia* ähnlich, tragen aber am Blattende keine Spreite, sind demnach lang fadenförmig, in der Jugend spiralig eingerollt. Ich habe Fälle beobachtet (Fig. 139), wo das Blatt bis zur Basis in zwei Teile geteilt war, was abermals die Bemerkung bezüglich der dichotomischen Teilung der Blätter bei der Gattung *Marsilia* bestätigt.

Die Blätter vom Typus der *Equisetineen* sind überaus einfach. Die recente Gattung *Equisetum* hat die Blätter quirlig gestellt in der Anzahl n3, weil sie durch die Teilung des ursprünglichen, dreizähligen Quirls entstanden sind. Sie sind gewöhnlich häutig, blos mit einem Nerv versehen und hoch in eine Scheide verwachsen, so dass sie an der Letzteren nur als scharfe Zähne erscheinen. Bei *Equisetum arvense* pflegt die Scheide am Ende in eine unbestimmte Menge von Zähnen geteilt zu sein. Diese Zähne enthalten aber zwei oder mehrere Rippen, so dass es klar ist, dass sie so vielen zusammengewachsenen Blättern entsprechen, als Rippen vorhanden sind. Gewöhnlich aber zerreissen auch die eben genannten mehrrippigen Zähne später im Alter in so viele kleinere Zähne, als sie Rippen enthalten. Am besten sieht man dies bei *E. silvaticum,* wo die Scheide allenfalls nur in 4 Zähne geteilt ist, aber an ihrer Basis ein Quirl von 12 seitlichen Ästchen hervorwächst. Diese 4 Zähne entsprechen also 21

verwachsenen Blättern. Aus diesen Fällen ist auch ersichtlich, dass bei einigen Arten die Blätter im Quirl bis zur Spitze zusammenwachsen, indem sie nicht einmal Zähne bilden, denn die Zerreissung in Zipfel bei *E. arvense* und *E. silvaticum* erfolgt erst später. Die Scheiden sind gewöhnlich nicht grün, denn die Assimilationsfunktion ist von den Achsen selbst übernommen worden. Nur an den grünen Sommerachsen (E. arvense u. a.) sind sie auch steif, grün, aber von mässiger Grösse.

Die jetzt lebende Gattung *Equisetum* hatte in älterer geologischer Zeit eine sehr verzweigte Verwandtschaft, deren einige Gattungen (*Calamariaceae*) die riesigen Dimensionen stattlicher Bäume mit Rinde und — zusammengesetztem Holz, wie bei den Koniferen — erreichten. Die Gattungen *Schizoneura* und *Phyllotheca* (Trias, Jura) waren der Gattung *Equisetum* nahe, hatten aber lang-lineale Blätter, welche länger als die Stammglieder und an der Basis nur kurz zusammengewachsen waren. Die Gattung *Phyllotheca* hatte ausserdem eine von Quirlen steriler Blätter unterbrochene Blütenähre.

Sehr interessant sind die *Calamariaceen*. Die Blätter derselben waren auch (nach n3) quirlständig, aber vom Anfang bis zum Zustande vollkommenster Entwickelung untereinander vollkommen freistehend, länglich-lineal, einrippig und mit einem Gelenk aufsitzend, später abfallend. Die Blütenähren bildeten nicht selten einen zusammengesetzten Blütenstand und in der Ähre selbst wechselte ein Quirl sporentragender Bracteen mit einem anderen steriler Bracteen. Nach Renault und Williamson waren viele Gattungen heterospor, indem sie im oberen Teile der Ähre Mikro- und im unteren Teile Makrosporangien trugen. Die Verzweigung erfolgte in ähnlicher Weise, wie bei der Gattung *Equisetum*.

Die *Calamariaceen* haben blos im Palaeozoicum gelebt, in der späteren Zeit verschwinden sie spurlos. Nachdem dann im Mesozoicum verschiedene Gattungen der Familie der *Equisetaceen* (zugleich schon mit der Gattung *Equisetum*) erscheinen und weil im Tertiär und in neuerer Zeit auch von dieser Familie blos die im Ganzen morphologisch wenig gegliederte und durchweg krautartige Gattung *Equisetum* übrig geblieben ist, so ist es klar, dass der Typus der Equisetineen zur Zeit des Palaeozoicums auf der höchsten Stufe seiner Entwickelung stand, von welcher Zeit an er dann allmählich dem Untergange entgegenging. Die Familie der *Equisetaceen* scheint ein reduzierter Typus der isosporen palaeozoischen Equisetineen zu sein.

Die Blätter der Lycopodineen (inclus. der Psilotaceen und Selaginellaceen) zeigen durchweg eine bedeutende Reduktion, denn sie sind im Verhältnisse zur Pflanze und zur Achse, an der sie sitzen, von sehr bescheidenen Dimensionen und sowohl anatomisch als auch morphologisch höchst einfach. Sie sind nicht einmal in einen deutlichen Blattstiel und eine Spreite differenziert, sondern sitzen zumeist an der Achse als

kleine Schüppchen und in der Regel in grosser Anzahl, so dass sie die ganze Achsenoberfläche dicht bedecken. Sie sind dreieckig bis rundlich, kahl, nur am Rande öfters gewimpert und durchweg nur mit einer einzigen Rippe, welche den mittleren Kiel bildet, versehen. Bei der Gattung *Psilotum* haben sie gar die Gestalt kleiner, häutiger und rippenloser Schüppchen. Nur bei wenigen exotischen Arten der Gattung *Lycopodium* erhalten die Blätter grössere Dimensionen, wodurch sie von anderen Arten auffallend abstechen. So hat bedeutend grosse Blätter *Lyc. Phlegmaria L.* und *Lyc. serratum* Thnb., bei dem letzteren sind sie flach, lanzettlich, am Rande gesägt und am Grunde fast stielartig verschmälert. Das *Lyc. nummulariifolium* Blum. (Java) ist durch die ungefähr runden, lederartigen, grossen Blätter ungemein zierlich (Fig. 140). Die Blätter der Gattung *Lycopodium* halten gewöhnlich an der Achse lange aus und sterben eigentlich mit derselben ab. Bei einer grossen Anzahl von Arten der Gattung *Selaginella* sind die Blätter infolge ihres dorsiventralen Wachstums von zweierlei Art: die einen, grösseren, sind an der Unterseite zweireihig, mit ihren

Fig. 140. Verschiedene Typen der Gat. Lycopodium in natürl. Gr.: a) L. nummulariifolium Bl. (Java), b) L. Jussiaei Dsv. (Peru), c) L. serratum Thnb. (O. Ind.) (Orig.)

grünen Spreiten aber einen breiten Rand des beblätterten Ästchens bildend, während die anderen bedeutend kleineren (siehe Fig. 141) zwei Reihen an der Oberseite der Achsen bilden.

Es geschieht manchmal, dass die oberen Blätter eine andere Form haben, als die Seitenblätter, so z. B. sind bei *S. Martensii* die oberen eiförmig, lang begrannt, die seitlichen aber länglich, stumpf. Oft aber

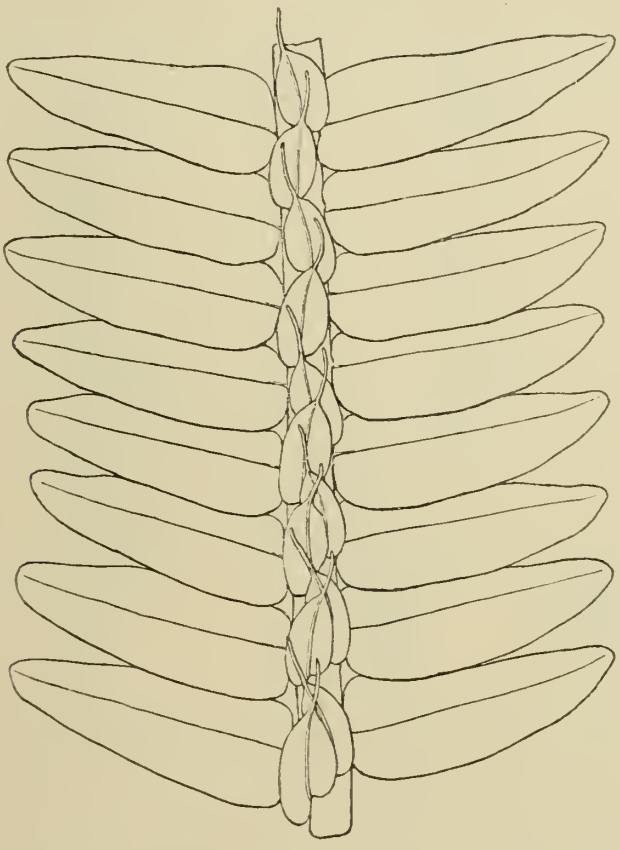


Fig. 141. **Selaginella Martensii.** Dorsiventrales Ästchen mit 4 Blattreihen. (Original.)

kommt es auch vor, dass die Blätter auch dort, wo sie bei *Selaginella* in 4 ungleichen Reihen an den Zweigen sitzen, an dem unteren Stengelteile alle gleich und spiralig angeordnet sind. An den dorsiventral abgeplatteten (vierreihig beblätterten) Zweigen zeigen alle Blätter an der nach oben gekehrten Seite die Lichtseite, auf der nach unten gekehrten die Schattenseite. Die Folge davon ist, dass zwei Reihen der oberen Blätter die Lichtseite am Rücken haben.

In dieser Beziehung hat am meisten differenzierte Blätter die *Sel pectinata* Spring. von Madagaskar. Ihre Blätter in zwei unteren Reihen sind

gross, flach, kammartig an beiden Seiten abstehend, während die Blätter der oberen zwei Reihen sehr winzig, schmal lineal, der Hauptrippe angedrückt und an derselben kaum bemerkbar sind.

Bei der Gattung *Lycopodium* ist der dorsiventrale Geotropismus in der Gestaltung der Blätter nicht so kennbar wie bei *Selaginella*. Nur hie und da auf den niederliegenden Stämmen kann man beobachten, dass die unteren Blätter grösser sind als die oberen. In geringem Masse können wir es z. B. sehen am *L. carolinianum* L., welches habituell an unser *L. inundatum* erinnert, dessen Blätter, welche am dicht beblätterten Stengel dem Substrate am nächsten stehen, zweimal breiter sind als die oben stehenden. Den höchsten Grad der Differenzierung erhalten dann die Blätter

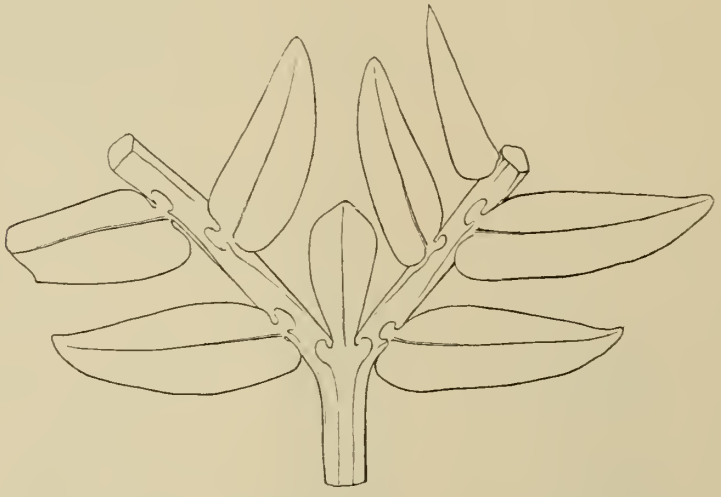


Fig. 142. **Selaginella bella,** beblätterte Stengelpartie von unten, die Blätter besitzen stipuläre Anhängsel, in der Mitte ein Angularblatt. (Original.)

des *L. Jussiaei* Dsv. (Peru), bei welchem die unteren flach, gross, in zwei seitlichen Reihen kammartig abstehend sind, die oberen dagegen sehr kleinlich, fast ganz scariös, dem Stengel angedrückt, wodurch diese Art lebhaft einer *Selaginella* ähnlich wird (Fig. 140).

Die abweichendste Gestaltung der Blätter hat *Tmesipteris*, denn hier sind sie verhältnismässig ziemlich gross, länglich (Fig. 143), in einen kurzen Blattstiel verschmälert und mit dem Spreitenrande der Achse zugekehrt (also senkrecht zur Achse).

Auch die Metamorphose der Blätter ist bei den Lycopodineen unbedeutend. Hie und da befinden sich an den Rhizomen nur ein wenig kleinere Schüppchen.

Bei einigen Selaginellen (*S. flexuosa* Spr. = *S. bella* Fé.) sind an der Unterseite am vorderen, basalen Rande der Seitenblätter besondere neben-

blattartige Öhrchen. Das Angularblatt hat sogar beiderseits solche Öhrchen (Fig. 142).

Die Sporenblätter der Gattungen *Lycopodium* und *Selaginella* sind nicht selten den sterilen fast gleich gebildet, auch örtlich sind dieselben von den anderen Blättern (so bei *L. Selago*) nicht verschieden. Zumeist bilden sie aber an den Enden der Zweige Sporenähren, indem sie sehr klein und durch die Form von den Stengelblättern sehr verschieden sind

Fig. 143. **Tmesipteris**, Ästchen mit den Sporophyllen, a) ein geteilter Sporophyll mit länglichem Sporangium. b) **Psilotum**, fertiles Ästchen, c) ein Sporophyll. (Nach Maout.)

(Lycop. Phlegmaria). *Lycop. subulatum* Dsv. (Bolivia) besitzt am Stengel grosse und spiralige Blätter, in den Fruchtähren aber sehr kleine, ganz anders geformte und gegenständige Sporophylle. Sehr abweichende Sporenblätter haben die Gattungen *Psilotum* und *Tmesipteris*. Hier sind sie nämlich in zwei Teile gespalten; bei *Psilotum* trägt das gespaltene Blatt dreifächerige (Fig. 143), bei *Tmesipteris* zweifächerige Sporangien. Dass Letztere bei *Psilotum* nur als gespaltene Blätter anzusehen sind, geht aus dem Umstande hervor, dass in den Fällen, wo das angelegte Sporangium verkümmert, beide Lappen des Sporophylls sofort in ein einfaches Blatt zusammenfliessen. Bei *Tmesipteris* sieht man unter beiden Lappen des Sporophylls einen gemeinsamen Blattstiel. Übrigens hat auch *Psilotum triquetrum* unter beiden

Sporenlappen einen dicken, gemeinschaftlichen Blattstiel. Die Blätter der Gattung *Lycopodium* zeigen zumeist unter der Mittelrippe (so bei *L. inundatum*) oder beiderseits derselben besondere Schleimkanäle, welche wahrscheinlich den ähnlichen, in die Blattpolster der Gattung *Lepidodendron* einmündenden Kanälen gleichen.

Die Anordnung der Blätter an der Achse ist bei allen Lycopodineen sehr mannigfaltig und in einer und derselben Gattung ziemlich variabel (*Lycopodium*, *Selaginella*). Die Blätter stehen hier bald in einer dichten Spirale mit kleinen Divergenzen, bald in mehrzähligen Quirlen, bald abwechselnd paarweise, ja es geschieht auch, dass auf derselben Achse die spiralige Anordnung in eine quirlige übergeht.

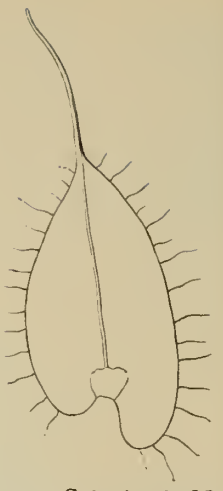


Fig. 144. **Selaginella Martensii**, ein vegr. Blatt, mit der Ligula an der Basis. (Original.)

Ein sehr wichtiges Organ ist die sogenannte Ligula, welche bei allen Selaginellen vorkommt. Es ist dies ein häutiger zarter Auswuchs an der inneren Basis des Blattes (Fig. 144), welcher im Alter gewöhnlich eintrocknet und verschwindet, in der Jugend aber, schon bei der ersten Anlegung aus dem Blatthöckerchen sehr stark entwickelt ist.

Den jetzt lebenden Repräsentanten der *Lycopodineen* verwandt sind die *Lepidodendraceen*, welche ausser der Gattung *Lepidodendron* verschiedene andere, zur Karbonszeit lebende Gattungen umfasste, obzwar Reste dieses Typus sogar schon im jüngeren amerikanischen Silur gefunden worden sind. Im Mesozoicum sind sie spurlos ausgestorben.

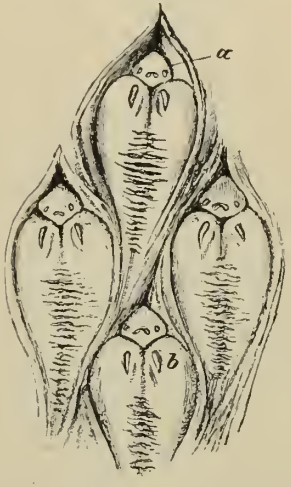


Fig. 144 a. **Lepidodendron Sternbergii**. Eine Partie von der Stammoberfläche m. 4 Blattpolstern, a) Blattnarben, b) Luftkanäle. (Nach Schimper.)

Die Lepidodendren haben etwas Analoges mit den Calamariaceen, indem sie ebenfalls baumwüchsig, mit kompliziertem Gewebe im Stamme erscheinen. Der Letztere war dichotomisch verzweigt und trug am Ende der Zweige, wie viele unserer Bärlappen, Sporenähren. Im oberen Teile und an den Zweigen war er dicht mit linealen Blättern besetzt, welche gelenkartig vom Stamme abfielen. Der Stamm war deshalb in der unteren Partie nackt, nur mit eigentümlichen, häufig zierlichen Blattpolstern bedeckt.*) Diese Polster und demnach auch die Blätter

*) Diese Blattpolster wurden lange Zeit als Schuppen angesehen, mit denen der Stamm wie mit einem Panzer bedeckt aussieht; von daher rührt auch der unpassende Namen Lepidodendron.

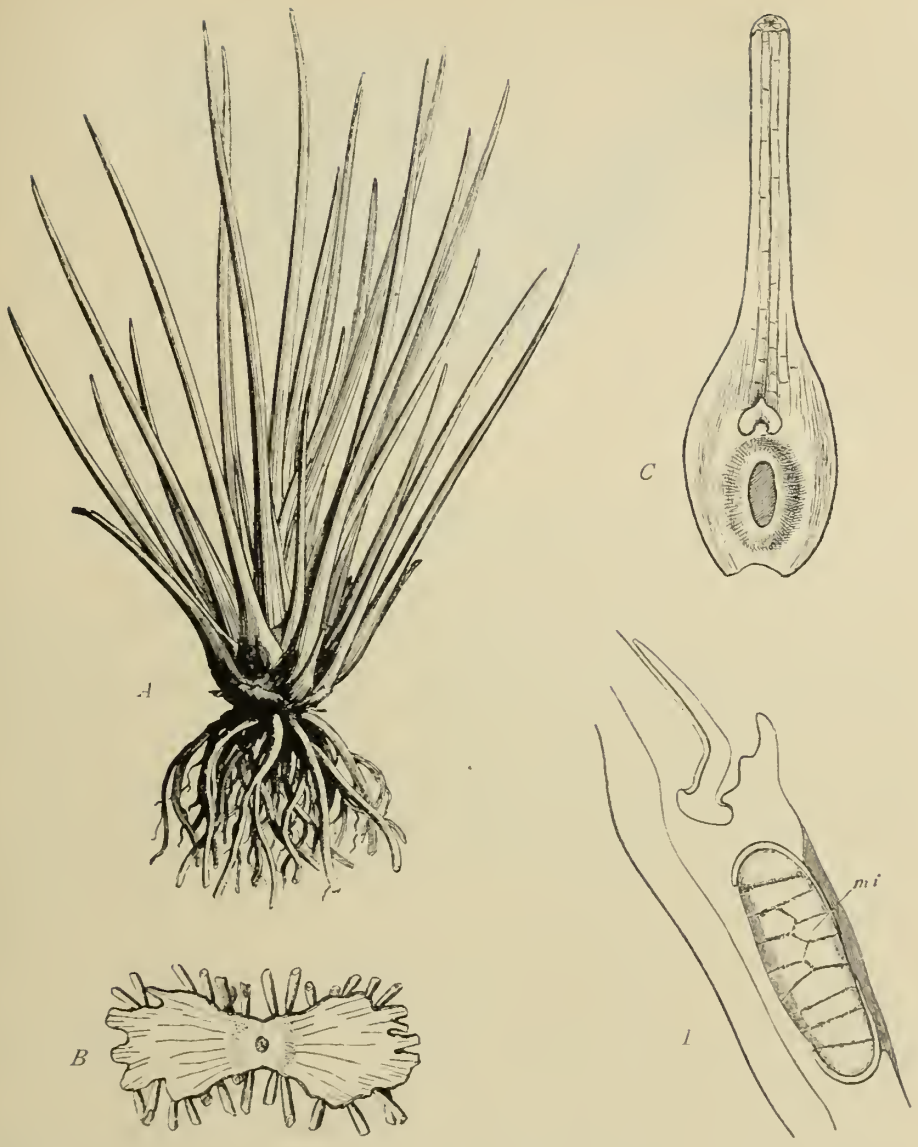


Fig. 145. **Isoëtes lacustris.** C) Blatt oben abgeschnitten, a) die Ligula, b) die Höhlung, in welcher ein Sporangium sitzt. (Original.) A) Habitusbild, B) Stammdurchschnitt. (Nach Maout.) D) Blattbasis mit Mikrosporangium (mi). (Nach Bower.)

standen am Stamme in dichten Spiralen. Am Polster (Fig. 144a) sind zwei kleine Schleimöffnungen sichtbar, an der Blattnarbe ist ein Gefässbündel, welches in die Mittelrippe hinübergeht, dann zwei (vielleicht luftführende?) Seitenkanäle. Ober der Blattnarbe sitzt eine kleine Ligula. Die Sporenähren enthielten an der Basis der Schuppen (Sporophylle) Sporangien und zwar oben Mikro-, unten Makrosporangien. Es scheint jedoch, dass neben den heterosporen Gattungen auch isospore gelebt haben.

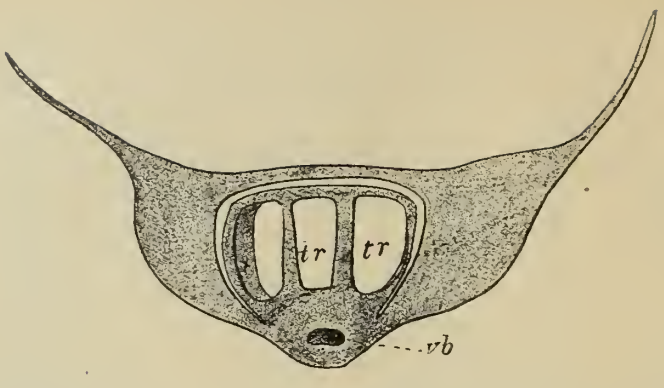


Fig. 146. Querdurchschnitt der Blattbasis von **Isoëtes**. tr) Trabeculae. vb) Gefässbündel. (Nach Bower.)

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, dass das Lepidodendron ein palaeozoischer Typus war, welcher beiläufig zwischen den Familien der Lycopodiaceen und Sigillariaceen stand.

Die Blätter der Gattung *Isoëtes* (Fig. 145, 146) sitzen in einer dichten Spirale am dicken, verkürzten Stamme und zwar halten sie folgende regelmässige Anordnung ein: äusserlich sind Blätter mit Makrosporangien, dann folgen welche mit Mikrosporangien und nach diesen sterile Blätter (also die innerlichsten). Sie sind einige Centimeter lang, ja bei einigen untergetauchten Arten erreicht die Länge des Blattes bis 40 cm (I. Morei), nur wenig steif, saftig, dreiseitig-lineal, an der Basis bedeutend scheidenartig erweitert. Oberhalb der Basis an der Innenseite befindet sich eine besondere ausgehöhlte Rinne, aus welcher eine häutige Ligula hervorragt, die unten wulstig ist (glossopodium). Unter der Ligula an den Sporophyllen ist eine tiefe, grosse Sporangiumgrube (fovea), welche bei vielen Arten im Rande von einer zarten, das grosse Sporangium bedeckenden Haut (indusium) verhüllt ist. Das einzige grosse Sporangium steckt in der oberwähnten Grube. Das Blatt ist von einem einzigen Gefässbündel durchlaufen, an dessen Seiten sich 4 Reihen grosser Lufthöhlungen befinden, deren Wände auch makroskopisch am Blatte als Querrippen erkennbar sind.

Die Gattung *Isoëtes* ist eigentlich das einzige lebende Relikt der grossen Gruppe der *Sigillariaceen*, welche in verschiedenen Gattungen im Palaeozoicum (Karbon, Kulm, Devon) gelebt haben. Es waren dies mächtige Bäume mit säulenförmigem, am Ende wenig dichotomisch geteiltem Stamme. Der Oberteil des Stammes und die Zweige waren mit dichten, linealen Blättern besetzt, welche gelenkartig von der Rinde abfielen, indem sie eine Narbe mit einem mittleren Gefässbündel und zwei seitlichen Schleimkanälen zurückliessen. Ober der Blattbasis steht eine kleine Ligula. Die Blätter waren erstaunlicherweise in aufrechten, durch Längsfurchen in der Rinde von einander abgeteilten Reihen angeordnet, so dass der Stamm unten der Länge nach gefurcht aussah. Der Stamm hatte

Fig. 147. **Thyrsopteris elegans.** Wedelstück mit zahlreichen Soren, a) ein Sorus mit Sporangien im Durchschnitte. (Nach Kunze.)

mächtig entwickelte Gefässbündel mit einem Cambial-Meristem, dessen Reste wir noch heute in dem Stamme der Gattung *Isoëtes* sehen können. Die Sporophylle mit Mikro- und Makrosporangien an der inneren Basis bildeten dicke Ähren, welche nach Art der Koniferenzapfen unter Hinterlassung grosser Narben an den Zweigen abfielen.

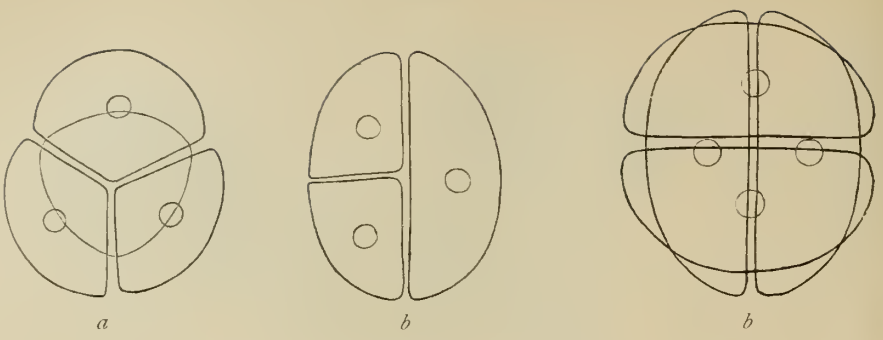
Wir sehen also in den *Sigillarieu* einen baumartigen *Isoëtes* sowie etwa in den *Calamiten* ein baumartiges *Equisetum*. Die *Sigillariaceeu* waren ein paralleler Zweig zu den *Lepidodeudraceeu* in der Gruppe der *Lycopodineeu*.

c) Sporangien und Sporen.

An den Blättern der Gefässkryptogamen bilden sich Sporen in den sogenannten Sporenbehältern (Sporangien). Die Sporangien der Pteridophyten sitzen entweder als Trichomauswüchse an den Blättern (aus dem oberflächlichen Gewebe — Fig. 130) oder sie sind veränderte Abschnitte des Blattes selbst (Ophioglossaceae). Bei den Hydropteriden sind die Sporangien in besonderen grossen Fruchtbehältern, den sogenannten Sporokarpien eingeschlossen. Bei der Gattung *Equisetum* sind die Sporenblätter in besondere, gestielte Schildchen umgewandelt, welche unterwärts die Sporangien tragen. Bei den Bärlappen, Selaginellen und bei *Isoëtes* sitzen die Sporangien an der Basis der Sporenblätter.

Gehen wir nun alle diese Sporangienformen genauer durch.

Die Sporangien der Farne zeigen sich uns als haarförmige Auswüchse in der Regel an irgend einem Nerv an der Unterseite des Blattes und zwar an den verschiedensten Stellen. *Osmunda* bildet ausnahmsweise ihre Sporangien an der Oberseite und Unterseite.



a *b* *b*

Fig. 148. Schematische Darstellung der Sporenentwickelung in den Archesporzellen der Farne, a) radiale, b) bilaterale Sporen.

Chichester Hart beobachtete den eigentümlichen Fall bei *Athyrium Filix femina*, wo sich Sori an der Ober- und Unterseite der normal entwickelten Blattabschnitte bildeten. In der Familie der *Hymenophyllaceen* bilden sich Sporangien an dem frei herauslaufenden Nerv aus dem Blattrande. Rings um das Sporensäulchen oder den Nerv wächst aus der Spreite des Blattes entweder ein becherförmiger Saum (Trichomanes) oder 2 gleiche Lappen, welche das Säulchen bedecken (Hymenophyllum). Auch bei der Gattung *Thyrsopteris* verwandelt sich der ganze Blattabschnitt in einen Becher, in welchem das Ende des Nervs als sporentragendes Säulchen sitzt (Fig. 147).

Die Sporangien sitzen gewöhnlich zahlreich beisammen, indem sie Sporangienhäufchen (sori) bilden; nur bei einigen Gattungen sitzen sie einzelnweise *(Lygodium, Ceratopteris, Cymnogramme)* oder nur wenige beisammen (*Gleichenia).* Der dünne, wenigzellige Stiel endigt mit einem kugeligen oder keulenförmigen, vielzelligen Gebilde, in dessen innerem Gewebe sich Zellen befinden (Archesporium), in welchen durch Vierteilung die Sporen sich bilden. Die Sporen entstehen entweder als Zellen im Tetraëder (radial), oder bilateral (Fig. 148), wenn sich die Archesporzelle zweimal in zu einander senkrechter Richtung teilt. Im ersteren Falle haben die Sporen eine tetraëdrische Form (Cyathea, Alsophila, Pteris, Adiantum, Hymenophyllum), im zweiten Falle eine mehr längliche (Aspidium, Asplenium, Nephrolepis, Polypodium, Phegopteris, Cystopteris, Onoclea, Woodsia). Die Spore ist an der Oberfläche von einer steifen, oft warzigen Membran (dem Exosporium) umgeben, welche beim Keimen aufspringt und den in eine innere zarte Membran (das Endosporium) eingehüllten Inhalt herauslässt.

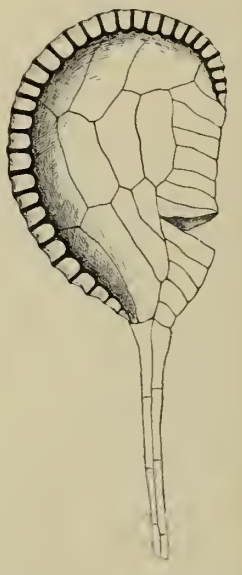


Fig. 149. **Aspidium Filix mas.** Reifes und entleertes Sporangium. (Nach Luerssen.)

Zur Reifezeit hat das kugelige Sporangium äusserlich eine einschichtige Wand und im Inneren eine Höhlung, in welcher sich die freien Sporen befinden. Diese Wand ist teils aus sehr dünnwandigen Zellen, teils aus Zellen mit sehr verdickten, braunen Wänden, welche den sogenannten Ring (annulus) bilden, zusammengesetzt. Dieser Ring hat je nach den Familien eine verschiedene Gestalt und Lage. Bei den Polypodiaceen z. B. (Fig. 149) läuft er am ganzen Umfange des kugeligen Sporangiums hin und endigt oberhalb der Basis des Letzteren. Durch Streckung des Ringes zur Zeit seiner Reife zerreissen die dünnwandigen Zellen unter dem Ende des Ringes und treten dann die Sporen heraus. Elateren bilden sich nirgends, nur bei der Art *Polypodium imbricatum* Karst. sind angeblich die Elateren denen der Schachtelhalme ähnlich.

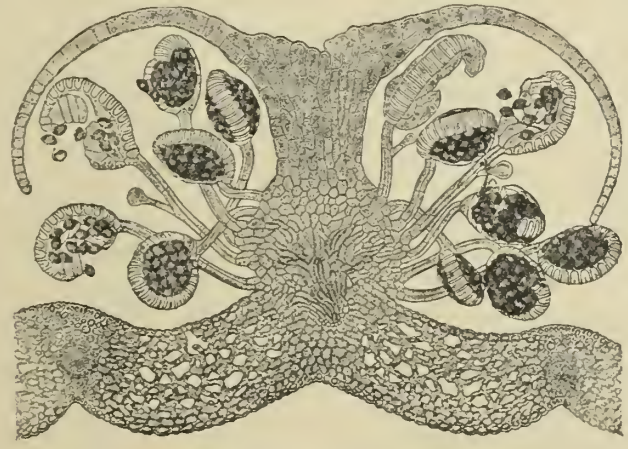


Fig. 150. **Aspidium Filix mas.** Blattstück mit einem Sorus im Durchschnitte. (Oben Indusium, seitlich Sporangien. (Nach Kny.)

Die Sporangienhäufchen sind gewöhnlich durch eine häutige Schuppe von verschiedener Gestalt geschützt, welche ebenso wie Trichome aus dem oberflächlichen Gewebe am Blattnerv hervorwachsen. Sie wird Schleier (indusium) genannt. Bei *Aspidium Filix mas* z. B. ist er nierenförmig und bedeckt derselbe von oben den Sorus (Fig. 150, 150a). Bei vielen Gattungen (Adiantum, Pteris) sitzen die Sori längs des Blattrandes, welcher häutig, erweitert und unterwärts eingebogen ist (Fig. 150b). Manchmal hat das Indusium die Form von Haaren, welche unter dem Sorus hervorwachsen (Woodsia), in anderen Fällen nimmt er die Form eines, aus dem Blatte herauswachsenden Bechers an, in welchem dann der Sorus sitzt (Cyathea). Bei einigen Gattungen fehlt das Indusium überhaupt (Polypodium); in solchen Fällen pflegen dann unter den Sporangien sterile Haare (Paraphysen) entwickelt zu sein (Taenites blechnoides Sw., Acrostichum aureum L. u. a.) oder sie sind auch ganz mit einem dichten Sternhaarfilz bedeckt

(Niphobolus, Platycerium). Bei vielen Arten der Gattungen *Polypodium* und *Vittaria* sind die Sori in besondere Grübchen oder Rinnen eingesenkt.

Die Gestalt der Indusien, ihre Stellung am Blatte und die Form der Sporangien bildet die Grundlage der speciellen Systematik der Farne.

Die abweichendste Gestaltung der Sporangien weisen die Familien der *Ophioglossaceen* und *Marattiaceen* auf.

Die zur erstgenannten Familie gehörige Gattung *Botrychium* hat die fertile Blatthälfte (Fig. 120) in eine Menge kleiner Abschnitte geteilt, welche durchweg in runde Sporangien ohne Ring, aber mit vielzelligen Wänden ungewandelt sind. Die fertile Blatthälfte der Gattung *Ophioglossum*

a *b*

Fig. 150a. **Aspidium Filix mas,** Blattfieder mit Sori auf den Blattadern. (Original.) 150b) **Adiantum,** Blattfieder mit randständigen Sori. (Original.)

hat eine walzige, in zwei Reihen von Kammern geteilte Form. In diesen Kammern bilden sich die Sporen (Fig. 151). Aus diesen Beispielen ist zu ersehen, dass das Sporangium allerwärts kein Trichomorgan sein muss, sondern dass die Sporen in dem inneren Blattgewebe direkt entstehen können — also ganz ähnlich wie die Pollenkörner in den, in Staubgefässe verwandelten Blättern entstehen. Die Gattung *Helminthostachys* hat sogar eine auffallende Ähnlichkeit in der Gestaltung der Sporangien mit den Staubblättern vieler Koniferen, denn hier sitzen einige Sporangien unter dem sterilen Schildchen an einem kurzen Stiele (Fig. 151).

Die Sporangien der Familie der *Marattiaceen* haben ebenfalls vielschichtige Wände und wachsen in ein Gesamtgebilde zusammen, welches den Namen Synangium führt. Ein solches Synangium hat bei der Gattung *Marattia* die Gestalt eines ellipsoidischen, massiven Körpers, welcher in

der Mitte in zwei Klappen aufspringt, die dann an der Innenseite in die einzelnen Kammern gehende, kleine Öffnungen bekommen. Bei der Gattung *Kaulfussia* ist das Synangium rund, mit Öffnungen an der Innenseite.

Den Synangien wurde von vielen Autoren eine grosse Wichtigkeit beigelegt und deshalb hat man auch die *Marattiaceen* als eine eigene Gruppe der Gefässkryptogamen neben die Farne gestellt. Das ist aber ganz gewiss unrichtig, denn selbst in dem Falle, wenn diese Familie einen besonderen Typus der Farne vorstellen würde, so hängt sie dennoch mit Letzteren eng zusammen und sind die Synangien derselben doch nichts anderes, als gewöhnliche, zusammengewachsene Sporangien. Es bildet sich ja unter ihnen bei der Gattung *Angiopteris* sogar ein Indusium. Dass sie anatomisch zusammengesetzter sind und sich einigermassen anders entwickeln, ändert an ihrer morphologischen Bedeutung gar nichts.

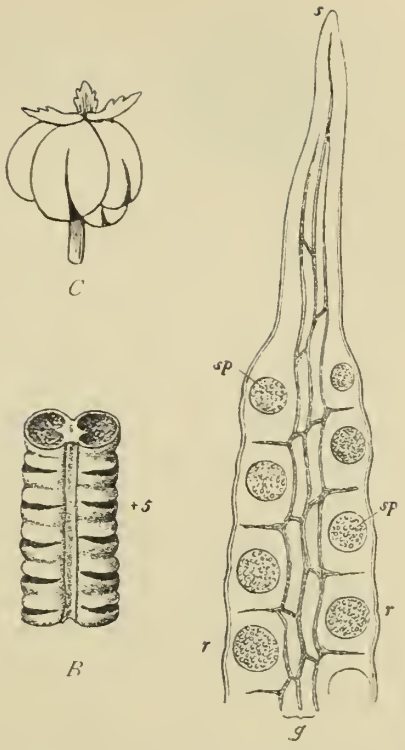


Fig. 151. **Ophioglossum vulgatum.** Fertile Blatthälfte im Durchschnitte, sp) Sporangienhöhlungen, g) die Gefässbündel (nach Sachs). B) Fertiler Blattabschnitt mit aufgesprungenen Sporangien (nach Bitter). C) **Helminthostachys zeylanica,** ein fertiles Blattabschnitt mit Sporangien (nach Hooker).

Über die Sporangien der Hydropteriden haben wir bereits oben eine hinreichende Darstellung in dem von der Keimung der Mikro- und Makrosporen handelnden Absatze gegeben. Hier wollen wir blos noch einige Details nachtragen. Die Sporangien aller Hydropteriden (früher Rhizocarpeen genannt) sind insgesamt von zweierlei Art, indem sie einmal Mikro- und das anderemal Makrosporen enthalten, und sind in besondere, mehrzellige Fruchtträger oder sogenannte Sporokarpien eingeschlossen. Diese Sporokarpien von beiläufig kugeliger Gestalt sind gross, makroskopisch und sitzen als Bestandteil des Blattes an der Stielbasis des sterilen Blattes.*) Sie enthalten bald Makro- und Mikrosporangien, bald nur ein Geschlecht. In den Mikrosporangien ist zwar eine grosse Anzahl von Mikrosporen enthalten, in den Makrosporangien aber befindet sich durchweg nur eine einzige Makrospore.

Die Sporokarpien der Gattung *Salvinia* sind kugelig und sitzen zahlreich an der Basis des wurzelartig umgewandelten Blattes (Fig. 99). Einige

*) Von der morphologischen Bedeutung derselben wurde oben S. 168 gehandelt

davon enthalten ausschliesslich Makrosporangien, andere nur Mikrosporangien.*) Die Wände der Sporokarpien sind mit länglichen Luftkanälen versehen, offenbar zur Erleichterung des Schwimmens auf dem Wasser.

Die Sporokarpien der Gattung *Azolla* sitzen an der Unterseite der Blattbasis unter dem häutigen Lappen, in nicht grosser Anzahl. Die weiblichen enthalten ein einziges Makrosporangium und sind bedeutend kleiner als die Mikrosporokarpien, welche eine grosse Anzahl von Mikrosporangien enthalten. Nach den Beobachtungen Strasburgers und Goebels sind die Sporokarpien auch hier umgewandelte Blattabschnitte, obzwar sie dicht in den Blattwinkeln sitzen.

Die Sporokarpien der Gattung *Marsilia* sind sehr zusammengesetzt und sitzen an der Blattstielbasis einzeln oder in grösserer Anzahl. Sie enthalten zwei Reihen, zahlreiche Makro- und Mikrosporangien einschliessender Kammern und ziehen sich endlich als längliche Säckchen an einer Schnur hinauf, welche sich aus dem Umkreise des Sporokarpiums herauswindet. Dass die Sporokarpien der *Marsilia* nur ein umgewandelter Blattabschnitt sind, beweist glänzend ein von A. Braun (Akademie der Wissenschaften, Berlin 1870) beschriebener Fall, wo statt des Sporokarpiums blos ein flaches Blättchen zum Vorschein gelangte, ferner der interessante Fall Buesguens, wo wieder von den vegetativen vier grünen Blättchen drei sich in Sporokarpien umgewandelt haben.

Die Sporokarpien der Gattung *Pilularia* (Fig. 103) sind kugelig und knapp in den Blattwinkeln sitzend (aber dennoch mit der Blattbasis zusammenhängend). Sie sind durch Scheidewände in vier Fächer geteilt. In den Fächern sitzen Makro- und Mikrosporangien an der Wandplacente.

Die Sporangien der Gattung *Equisetum* haben die Form von Säckchen, die zur Zeit der vollkommenen Entwickelung zart, einschichtig, in verschiedener Anzahl unter einem eckigen, in der Mitte mit einem Stiel versehenen Schildchen hängend erscheinen. Die gestielten Schildchen stehen in vielzähligem Quirl und stellen umgewandelte Blätter (Sporophylle) dar. So bilden diese Sporophylle eine walzenförmige Ähre, welche den Stengel stets (ausnahmsweise auch die Zweige) abschliesst und morphologisch der männlichen Koniferenblüte homolog ist. Namentlich die männliche Blüte der Eibe *(Taxus)* ist in dieser Beziehung bemerkenswert, weil sie in der Wesenheit ihre Staubblätter ganz ähnlich ausgebildet hat. An der Basis der Blütenähre des Schachtelhalmes ist zumeist ein Quirl von Bracteen (der sogenannte »Ring«) vorhanden, welcher eine Art von Übergang von den scheidenförmigen Stengelblättern zu den Sporophyllen in der Ähre bilden. Auch bei den Koniferen (ebenso wie bei Taxus) sind solche Bracteen nicht selten ausgebildet. Häufig kommen abnorme Fälle vor, wo die Blütenähre wieder in einen vegetativen Stengel durchwächst (Milde u. a.).

*) Heinricher hat einmal auch ein Sporokarpium mit Makro- und Mikrosporangien gefunden.

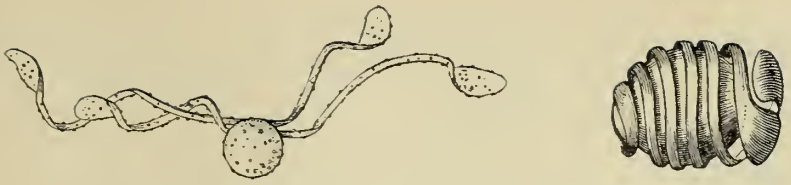


Fig. 152. Equisetum arvense, Sporen mit Pseudoelateren.

Da kann man alle Übergänge zwischen Scheidenblättern und Sporophyllen gut verfolgen.

Die Sporangien öffnen sich zur Reifezeit an der Innenseite mittelst eines Längsrisses und lassen zahlreiche Sporen heraus. An der Aussenseite des Sporangiums haben dessen Zellen spiralige Verdickungen, während an der Innenseite vor dem Aufspringen des Sporangiums ringförmige Verdickungen zum Vorschein kommen. Die Sporen enthalten schon vor Keimung Chlorophyllkörner und haben eine dreifache Zellmembran (nach Leitgeb sogar eine vierfache). Die äussere springt an der reifen Spore auf in Gestalt von zwei Bändern, welche die Spore spiralig umwinden. Diese Bänder sind hygroskopisch (Pseudoelateren) und bewirken durch ihre Bewegungen das Herausfallen der Sporen (Fig. 152). Man hat früher allgemein geglaubt, dass sie der Verstreuung der Sporen dienlich sind wie die Schleudern der Lebermoose, neuere Autoren aber sind der Meinung, dass sie dazu dienen, damit die Sporen mehr beisammen bleiben, welche dann an geeignetem Standorte sofort zu Prothallien aufkeimen, die, wie schon erwähnt wurde, zweihäusig sind und demnach, wenn sie befruchtet werden sollen, in beiden Geschlechtern nahe bei einander sein müssen. Die Keimfähigkeit der Sporen dauert blos einige Tage.

Bei den Schachtelhalmen haben wir also hinsichtlich der übrigen Gefässkryptogamen den Fall, wo die Sporophylle ganz anders gestaltet sind als die vegetativen Blätter, so dass also bei den Schachtelhalmen die Metamorphose des Blattes die höchste Stufe erreicht. Infolge dessen ist auch der Begriff der »Blüte« im Sinne der Phanerogamen bei den Schachtelhalmen unter den Gefässkryptogamen am besten ausgesprochen.

Die Sporangien der Gattung *Lycopodium* sitzen an der oberen Basis schuppenförmiger Blättchen, obzwar sie bei einigen Arten vom Blatte bis in den Blattwinkel selbst heruntersteigen. Sie sind einfächerig, von nierenförmiger Gestalt und ihre Wandungen in den unteren Partieen mehrschichtig, nach oben zu nur zweischichtig. Sie öffnen sich mittelst einer Querspalte. Die Sporophylle unterscheiden sich entweder bedeutend von den vegetativen Blättern (L. clavatum, L. complanatum u. a.) oder sie sind von ganz gleicher Gestalt (L. Selago); im ersteren Falle bilden sie eine walzige, dichte Ähre (»Blüte«), welche von

Figur 153. Lycopodium clavatum, Spore, vergr

einem längeren Stiele gestützt ist (L. clavatum, L. annotinum). Manchmal bilden die Blütenähren zusammengesetzte, gabelig geteilte Blütenstände (L. volubile, L. Phlegmaria). Die Sporen pflegen in der Umgebung durch den Wind verstreut zu werden.

Es hat den Anschein, dass es wie bei den Schachtelhalmen von der ungeheueren Menge der ausgestreuten Sporen nur einer unbedeutenden Zahl gelingt, zu Prothallien aufzukeimen. Mir wenigstens ist es niemals gelungen, in der Natur dort, wo Bärlappen in grosser Menge vorkommen, eine derselben entsprechende Zahl junger Pflanzen aufzufinden. Aus dieser Ursache vermehren sich die Bärlappen und Schachtelhalme gewöhnlich nur vegetativ. Wir kennen auch keine einjährigen Arten (siehe weiter unten L. inundatum).

Zur Zeit, wo die Verstäubung der Sporen stattfindet, legen sich die Sporophylle gewöhnlich zur Seite, damit die Sporen besser herausfliegen können. Diese sind tetraëdrisch zugerundet, mit zierlichen Strukturen auf der Oberfläche des Exosporiums (Fig. 153). Es gibt angeblich auch welche, die bilateral sind.

Die Sporangien der Gattung *Phylloglossum* (der einzigen Art aus dem australischen Gebiete) sind der Gattung *Lycopodium* ähnlich und sitzen in den Achseln der dreieckigen, kleinen Sporophylle (Schüppchen), welche die kurze Ähre (»Blüte«) an dem kurzen, aufrechten und blattlosen Stengel zusammensetzen. Die Blätter sind lang, lineal, so dass hier die vegetativen Blätter sich von den fertilen beträchtlich unterscheiden.

Die Sporangien der Gattung *Tmesipteris* (mit einer einzigen, im Gebiete Australiens und Polynesiens verbreiteten Art) sind, so wie die ganze Pflanze, von der Gattung *Lycopodium* sehr abweichend (Fig. 143). Sie sind länglich und zweifächerig und sitzen auf einem kurzen Blattstiel zwischen zwei flachen Blättchen. Sie öffnen sich oben durch eine gemeinsame Längsritze. Über die Bedeutung der beiden das Sporangium stützenden Blättchen haben wir schon oben (S. 215) gesprochen. Hier wäre nachtragsweise nur noch zu bemerken, dass Goebel tatsächlich auch solche Fälle gefunden hat, wo das einfache, einfächerige Sporangium auf dem einfachen Blatte sass, was die früher gegebene Erklärung gut bestätigt.

Die Sporangien der Gattung *Psilotum* (Fig. 143) sind gross, dreilappig und dreifächerig. Jeder Lappen öffnet sich sodann durch seine obere Längsritze. Dass sie durch zwei Blättchen an gemeinschaftlichem Blattstiele gestützt sind, ist leicht begreiflich, denn beide Blättchen unterstützen gleichsam wie Gabeln das dreikielige Sporangium besser, als es ein einfaches Blättchen in der Mediane unter dem Kiele eines Sporangiumlappens zu tun imstande wäre.

Die Blütenähren der Gattung *Selaginella* sind gewöhnlich scharf von dem übrigen Stengelteile geschieden und die Sporenblätter entweder senkrecht oder schief oder wagrecht eingefügt. Im ersteren Falle sind die Sporophylle in der Ähre radiär, in den zwei anderen Fällen dorsiventral, d. h. so, wie zwei obere und zwei untere Blattreihen an vegetativen Zweigen

angeordnet. In den radiären Ähren sind die Sporophylle in den allerhäufigsten Fällen in vier gleiche Reihen gestellt (in abwechselnden Paaren).

S. Dregei hat nach Hieronymus vollkommen dorsiventrale Fruchtähren, welche wagrecht über dem Substrate so auf den Ästen ausgebreitet sind, dass die oberen zwei Reihen grosse, sterile Blätter, die unteren zwei Reihen kleine gewimperte, sporentragende Blätter bilden. In der Farnsammlung Feistmantels liegen zahlreiche Formen (Arten?) aus Ostindien vor, die bald kahle, bald gewimperte Blätter besitzen. Die Fruchtähre einer dieser Formen stellt uns die Fig. 154 dar.

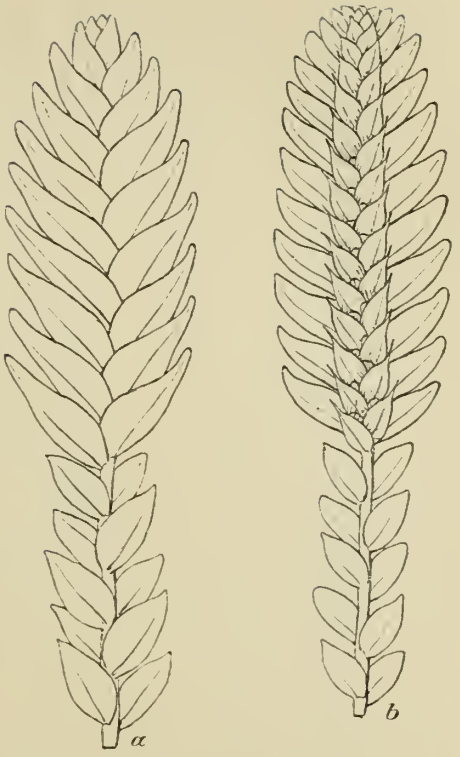


Fig. 154. **Selaginella** sp. (ex aff. S. Dregei). Sporentragende Ähre von oben und von unten. (Original.)

Von allen den erwähnten Typen unterscheidet sich eine Gruppe von Arten, welche die Stengelblätter alle gleich in spiraliger Ordnung haben und allmählich in die, was die Form anbelangt, kaum veränderten, ebenfalls spiraligen Sporophylle an der aufrechten Ähre übergehen. Hieher gehört auch unsere mitteleuropäische Gebirgsart *S. selaginoides* Lnk. (S. spinosa).

Die Sporophylle (Fig. 155) sind gewöhnlich kleiner als die Blätter, sackartig ausgehöhlt, mit einem Rückennerv versehen und häufig grannig zugespitzt. Deshalb sind die radiären Ähren scharf vierkantig. An der Basis der Sporophylle pflegen bei einigen Arten zwei hornförmige Anhängsel, zwischen welche das zunächst unter ihnen stehende und durch dieselben so geschützte Sporangium einfällt, vorzukommen. Nicht selten geschieht es auch, dass in der unteren Partie des Ährchens die Sporangien an den Sporophyllen verkümmert sind. Auch dann wurden aber schon Fälle der Durchwachsung des Ährchens in eine sterile, beblätterte Achse beobachtet.

Die Mikrosporangien nehmen regelmässig den Oberteil, die Makrosporangien den unteren Teil des Ährchens ein. Die Makrosporangien kommen manchmal an der Basis des Ährchens nur in geringer Anzahl (1—3) vor, selten ereignet es sich, dass sie gänzlich verschwinden und dass die Ähre (=Blüte=) entweder rein männlich oder rein weiblich (S. Martensii, S. pectinata, S. brasiliensis) wird. Bei der Art *S. chrysocaulos* sind die

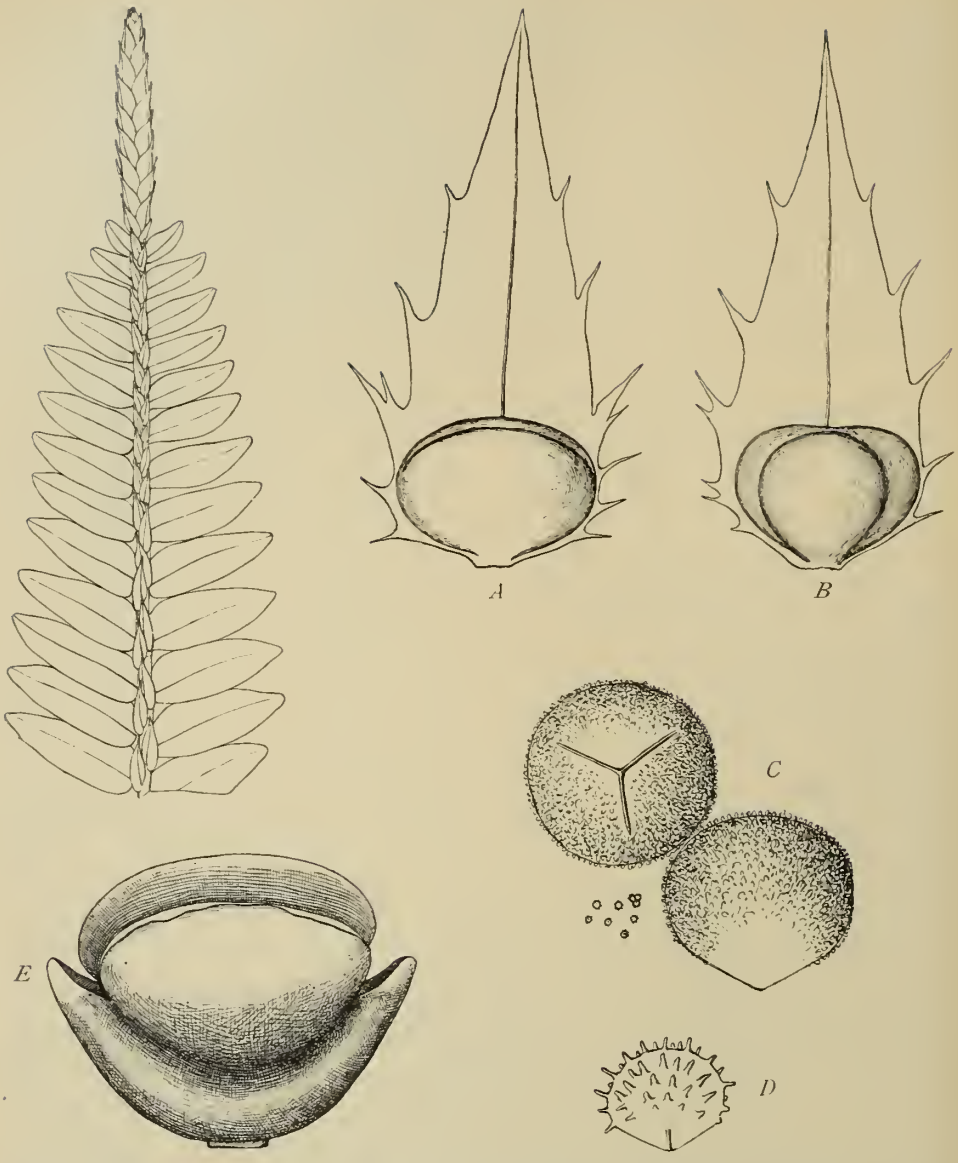


Fig. 155. **Selaginella bella.** Ästchen mit endständiger sporentragender Blüte. A) **Sel. selaginoides,** Sporophyll mit Mikrosporangium, B) Sporophyll mit Makrosporangium, C) Makro- und Mikrosporen, D) eine vergrösserte Mikrospore, entleertes Makrosporangium mit wulstiger Basis. (Original.)

Mikro- und Makrosporangien an der Ähre vermischt, was übrigens nicht selten auch bei *S. helvetica* beobachtet werden kann.

Interessant ist es, der Bemerkung Goebels zufolge, dass es auch in den zwitterigen Ährchen kaum je zur Kopulation zwischen den Mikro- und Makrosporangien derselben Ähre kommt, weil die Makrosporangien

viel früher reif werden und die Sporen herauslassen als die Mikrosporangien (also eine Art von Proterogynie). Überdies dauert es längere Zeit, ehe die Makrosporen zu keimen beginnen. Es scheint also, dass schon bei den Selaginellen eine Kopulation durch Kreuzung notwendig ist.

Hieronymus konnte auf Grund der Untersuchung sämtlicher bekannter Arten der Gattung *Selaginella* die Regel konstatieren, dass die Makrosporangien stets die untere und die Mikrosporangien immer die obere Partie des Ährchens okkupieren. Infolge dessen finden wir in aufrechten Ährchen die Makrosporangien an dem Unterteil des Ährchens, bei horizontalen (dorsiventralen) Ährchen an der Unterseite (hinter den unterseitigen Sporophyllen) und in den, an der Pflanze herabhängenden Ährchen an der Spitze desselben. Die Ursache davon sucht Hieronymus zum Teil im Geotropismus, zum Teil im Heliotropismus. Diese Beobachtung fand ich selbst an der fertilen *S. helvetica* bestätigt. Hier kommen bald ganz aufrechte und dabei radiäre Ährchen vor, mit den Makrosporangien durchweg am Unterteil des Ährchens. Dann kommen wieder fast horizontal geneigte und deutlich dorsiventrale Ährchen vor, in welchem Falle sich die Makrosporangien regelmässig hinter den unteren und die Mikrosporangien hinter den oberen Blättern befinden. Es kommt auch hie und da der Fall vor, dass hinter den unteren Blättern sich Mikrosporangien entwickeln, während die oberen steril bleiben.

In den Mikrosporangien befindet sich eine grosse Anzahl ganz kleiner Mikrosporen, die Makrosporangien dagegen enthalten blos 4 grosse Makrosporen (die grössten hat S. exaltatata, etwa $1^1/_2$ mm). Seltener gibt es der Makrosporen weniger (durch Verkümmerung einiger) oder mehr (8).

Die Mikrosporen sind im Verhältnisse zu den Makrosporen kleinwinzig, siehe z. B. in Fig. 155 die verhältnismässige Vergrösserung beider bei *S. selaginoides*. Die Makro- und Mikrosporen zeigen an der Oberfläche der Zellhaut zierliche Strukturen und beide entstanden im Archesporium durch tetraëdrische Vierteilung, woher auch ihre rundlich-vierseitige Gestalt stammt.

Das Herausschleudern der Makrosporen erfolgt durch einen besonderen Mechanismus, welcher in der Ausbildung verschiedener Gewebe in den Wänden und in der Basis des Makrosporangiums begründet ist. Zuerst neigt sich die vordere Klappe herunter, worauf die unteren Wände des Sporangiums die Sporen elastisch herausdrücken, so dass sie aus der Ähre weit wegfliegen. Das Sporangium besteht nämlich zur Reifezeit (Fig. 155) aus dem unteren, wulstigen, aufgedunsenen Teil, dann aus dem oberen, welcher zwei häutige Klappen enthält. Der untere, harte, blass gefärbte Teil fungiert eben bei der Herausschnellung der Sporen. Die Makrosporen von *S. selaginoides* schiessen mit grosser Vehemenz bis auf eine Entfernung von 50 cm hinaus.

Die Mikrosporangien sind beiläufig nierenförmig gestaltet und öffnen sich durch einen Querriss oder zwei Klappen. Die Makrosporangien sind

mehr oder weniger dreilappig, weil drei, nach aussen hin situierte Sporen die Wände hinauswölben, während die vierte am Grunde des Sporangiums liegt. Die Sporangien entstehen in der Jugend nicht aus oberflächlichen Zellen wie die Trichome, sondern sind tiefer im Blattgewebe angelegt. Sie sitzen entweder etwas höher oberhalb der Blattbasis, oder auch in der Achsel selbst. Bei einigen sollen sie angeblich schon in der ersten Jugend aus der Achse und keineswegs aus den dem Blatte angehörigen Zellen entstehen; zur Reifezeit zeigen sie sich dann tatsächlich eher an der Achse als in der Blattachsel. Aus dieser Entwickelung folgt allerdings durchaus nicht, dass das Sporangium nicht zum Blatte als dessen Bestandteil angehört, es wurde ja infolge des Wachstums gleich in der Jugend vom Blatte auf die Achse fortgetragen, ein Fall, welcher bei den Phanerogamen unzähligemal in den Achselknospen zum Vorschein gelangt.

Die Sporangien der Gattung *Isoëtes* (Fig. 145) sind ziemlich gross und entstehen, wie schon dargelegt wurde, in dem Grübchen an der Blattbasis. Ihre Entwickelung in der Jugend erfolgt aus dem hypodermalen Gewebe, wie bei den Lycopodiaceen, Selaginellen, Equiseten und Marattien. Beide sind durch unvollkommene Scheidewände (trabeculae) in zahlreiche Kammern geteilt, welche aber miteinander kommunizieren. Die Sporen entstehen geradeso wie bei den Selaginellen durch Vierteilung und haben eine annähernd tetraëdrische Gestalt. Zur Reifezeit faulen die Wände des Sporangiums und so gelangen die Sporen ins Wasser. Die Makrosporen der gemeinen Art *I. lacustris* keimen im Frühjahre.

d) Der Stamm der Gefässkryptogamen.

Die Stämme (Achsen) der Gefässkryptogamen haben wie bei den Phanerogamen eine verschiedene Gestalt als Stengel oder Stämme von aufrechtem Wuchse, als horizontale Wurzelstöcke oder kriechende Rhizome, als fadenförmige, auf dem Wasser schwimmende Stämmchen. Sie sind in verschiedener Anordnung und verschieden dicht mit Blättern besetzt.

Die Achsen der Farne als der grössten Gruppe der Gefässkryptogamen zeigen, wenn man von den Hydropteriden absieht, einen dreifachen Typus: als kriechende, wagrechte Rhizome oder Wurzelstöcke, als aufrecht stehende Stämme und als kugelige, grosse Stämme (das Letztere blos bei den Gattungen *Angiopteris* und *Marattia*).

Die kriechenden oder niederliegenden Wurzelstöcke und Rhizome der Farne sind bald dicht beblättert und wenig verzweigt (Aspidium Filix mas, Asplenium septentrionale u. a.), bald entfernt mit Blättern besetzt und reichlich verzweigt (Polypodium Dryopteris, Pteris aquilina, Gleichenia). Die Blattbasen bleiben, wie schon oben bemerkt worden ist, längere Zeit an dem Wurzelstocke am Leben, ehe sie gänzlich abfallen und lassen am Wurzelstocke Blattnarben zurück. Fast alle Farne sind ausdauernd; eine

Fig. 156. **Polypodium patelliferum** mit fladenförmig ausgebreitetem Rhizom. (Nach Burck.)

einzige, seltene Ausnahme bilden die einjährigen *Ceratopteris thalictroides* und *Gymnogramme leptophylla*, deren Achsenteil überhaupt stark reduziert ist.

Die horizontalen Wurzelstöcke und Rhizome zeigen mehr oder weniger ein dorsiventrales Wachstum, d. h. sie sind an der Unterseite mehr ausgewölbt oder erweitert und daselbst hauptsächlich mit Nebenwurzeln bewachsen, während sie an der Oberseite Blätter in verschiedener Anordnung, oft in zwei Reihen (Polypodium vulgare, Danaea), seltener in einer Reihe tragen. Die Anordnung der Blätter in solchen Fällen ist allerdings sekundär, was eben durch das ungleiche Wachstum der Achse bewerkstelligt wird.

Die Dorsiventralität der Wurzelstöcke geht bei einigen exotischen Arten so weit, dass die Wurzelstöcke ganz sonderbare Formen annehmen. So hat das auf Borneo vorkommende *Polypodium patelliferum* Burck (Fig. 156) die Gestalt fleischiger, dem Substrate aufliegender, grüner Fladen, auf denen hie und da unserem Engelsüss ähnliche Blätter emporwachsen. Die Anordnung dieser Blätter scheint ebenfalls das zweireihige System einzuhalten. Das in demselben Gebiete verbreitete *Polypodium sinuosum* Wall. hat dicke, an der Oberseite mit Blättern besetzte und der ganzen Länge nach hohle Wurzelstöcke. In diesen Höhlungen nisten regelmässig Kolonieen von Ameisen.

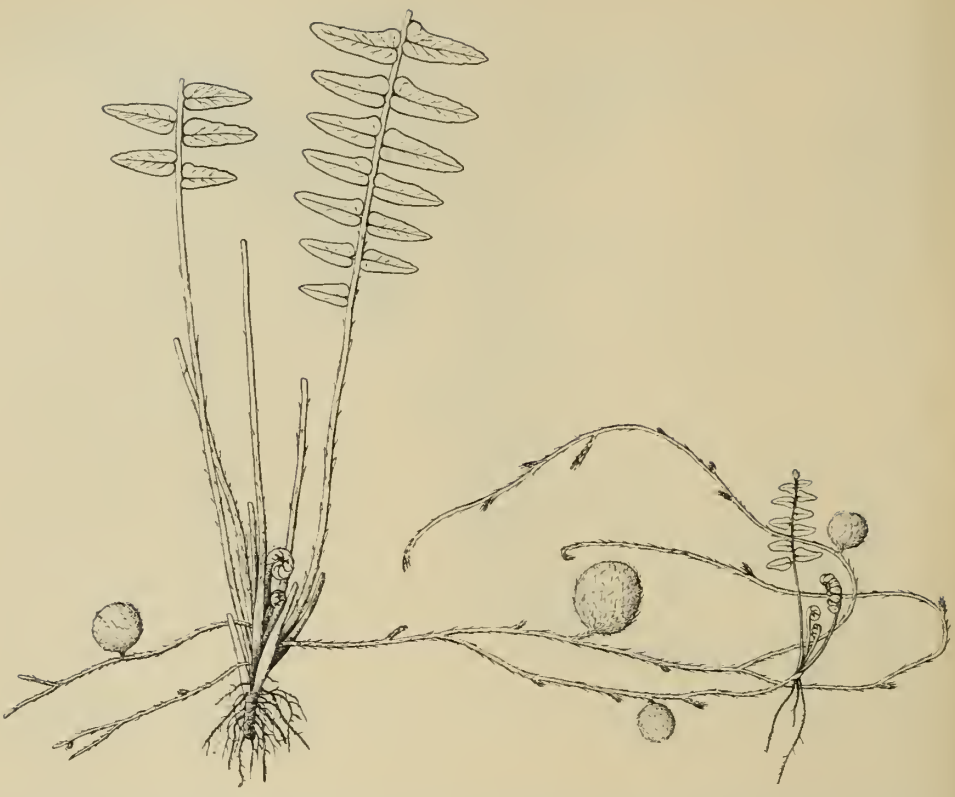


Fig. 157. **Nephrolepis tuberosa.** Aus dem Stamme treiben lange, dünne, blattlose Ausläufer, welche auch kugelige Knollen tragen. (Original.)

Die Rhizome der gemeinen *Struthiopteris germanica* sind dick wie Stricke, entfernt mit schuppigen Blättern besetzt und bis auf 3 Meter weit unter der Erde hinkriechend. Die Enden dieser Rhizome können sich aufrichten, verdicken und statt der Schuppen grosse, oberirdische Blätter entwickeln und so einen neuen Stock bilden.

Die sonderbarsten Rhizome haben einige Arten der Gattung *Nephrolepis* (Fig. 157), so *N. tuberosa, N. exaltata* und *N. volubilis* (durchweg exotisch und zumeist epiphytisch). Aus dem beblätterten Wurzelstocke wachsen zwischen den Blättern (besonders unter den Blattbasen) dünne, manchmal drahtförmige, bis 1 Meter weit kriechende oder auf Baumstämmen sich hinschlingende Ausläufer. Diese sind der ganzen Länge nach mit zahlreichen, häutigen Spreuschuppen besetzt, haben aber nirgends auch nur eine Spur von Blättern, sind also vollkommen blattlos. An der Unterseite wachsen Nebenwurzeln. Hie und da verzweigen sie sich, wobei die Enden der Zweige bei *N. exaltata* plötzlich Blätter entwickeln und sich so in ein beblättertes Rhizom oder einen neuen Farnstock verwandeln können. Bei der Art *N. tuberosa* verwandeln sich sogar

die Seitenzweige in runde, etwa walnussgrosse Knollen, welche dann wie eine Frucht an kurzen Stielen an dem drahtförmigen Rhizome hängen. Diese Knollen sind ebenfalls mit Spreuschuppen bedeckt, aber gleichfalls vollkommen blattlos.

Ähnliche, ganz blattlose Rhizome kommen bei den Phanerogamen nicht vor, denn hier kann man immer auch auf den scheinbar blattlosen Rhizomen wenigstens die Rudimente von Schuppen konstatieren.

Die Existenz eines solchen Achsengebildes vermag uns (im Hinblicke auf unsere oben gegebene Theorie der Entstehung der Farnachse aus den Blattbasen) in Verlegenheit zu bringen. Sie kommen an der Achse zwischen den Blättern exogen zum Vorschein so wie normale Zweige bei anderen Farnen und besitzen nach Lachmann ähnliche Gefässbündel wie echte beblätterte Stämme.

Uns will es bedünken, dass diese Rhizome etwa dieselbe Bedeutung haben, wie die Wurzelträger bei den Selaginellen. Es sind dies Achsenauswüchse, welche weder die Natur von Wurzeln noch von Achsen haben. Bei den Selaginellen bringen sie aber endogen wahre Wurzeln hervor, während sie hier am Ende exogen in eine neue beblätterte Achse übergehen. Mit Rücksicht auf die streitigen Ansichten über die Bedeutung der Wurzelträger bin ich geneigt in beiden genannten Fällen die Rhizome von *Nephrolepis* ebenso wie die Wurzelträger als Meristemauswächse der Achse anzusehen, welche eigentlich noch zu der Achse, aus der sie hervorkommen, als Bestandteil angehören. Deshalb erzeugen sie auch bei *Nephrolepis* exogen Seitenachsen und bei den Selaginellen endogen Wurzeln. Wir haben da in der Tat einen neuen morphologischen Begriff, welcher freilich unpassenderweise die Bezeichnung »Wurzelträger« führen würde, weil das erwähnte Gebilde bei *Nephrolepis* nicht die Wurzeln, sondern die Achsen trägt.*) Es wird daher angezeigt sein, für diesen Begriff bei der Gattung Nephrolepis sich der Bezeichnung »Achsenträger« zu bedienen.

Die Rhizome von *Nephrolepis* verzweigen sich reichlich, aber in dieser Verzweigung kann man kein System entdecken, weder was den Ort, noch auch was die Zeit anbelangt. Die Seitenzweige entstehen exogen, wo und wann immer, häufig einige nebeneinander, manchmal wieder ganz neue und junge Zweige an dem alten Rhizomteil unter alten, schon entwickelten Zweigen. Es hat den Anschein, dass jedes Bruchstück die Fähigkeit besitzt zu einem Seitenzweige aufzuwachsen, welcher sich eventuell in eine beblätterte Achse zu verwandeln vermag und dass auf diese vegetative Weise die Vermehrung am Standorte hauptsächlich erfolgt. Insbesondere die Knollen der *N. tuberosa* enthalten reichliche Reservestoffe und dienen wie die Knollen der Phanerogamen zur vegetativen Vermehrung. Wenn sie in ein geeignetes Substrat geraten, so sprossen sie aus der Scheitelknospe in einen neuen beblätterten Stamm.

*) Siehe in dieser Beziehung auch die Arbeiten Lachmanns und Tréculs

Fig. 158. Oncopteris Nettvalli Dorm. Eine Stammpartie mit mächtigen Blattpolstern und Blattnarben; böhmischer Cenoman. (Nach Velen.)

Die junge Keimpflanze von *N. tuberosa* besitzt ein normales, ziemlich dicht mit Blättern bedecktes Rhizom, aus welchem erst im fortgeschrittenen Alter die dünnen blattlosen Ausläufer sprossen.

Die aufrechten, oberirdischen Achsen der Farne haben fast durchweg die Gestalt von einfachen, walzenförmigen Stämmen mit dicht angeordneten Blättern, welche eine terminale, mächtige Krone bilden. Der Stamm wird von eingeschlossenen Gefässbündeln durchlaufen, welche von Streifen eines festen, sklerenchymatischen Gewebes begleitet sind, das im Durchschnitt sich als freie oder eingeschlossene Bänder darstellt. Dieses Gewebe dient zur Erzielung der Festigkeit des Stammes. Die Blattstiele an den älteren Stammteilen fallen unter Hinterlassung von für die Farnart sehr charakteristischen Narben mit den Umrissen der Gefässbündel ab. Es ist wahrscheinlich, dass viele palaeo- und mesozoischen baumartigen Farne sehr stark entwickelte Blattpolster hatten, wovon z. B. der in meinem Werke über die böhmischen Kreidefarne abgebildete Stamm (Fig. 158) von *Oncopteris Nettvalli* Dorm. Zeugnis ablegt.

Die Blätter sind am Stamme durchweg spiralig angeordnet. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet in dieser Beziehung die palaeozoische Gattung *Megaphytum*, an deren senkrechten Stämmen riesige Blätter in zwei gegenständigen Reihen gestellt waren. Dieser Typus ist nun völlig ausgestorben.

Zwischen den Blättern wachsen an der Achse (dem Stamme) zahlreiche Adventivwurzeln (Luftwurzeln), welche den Stamm dicht umgeben, indem sie im Vereine mit einer Menge von Spreuschuppen eine ausgiebige, die Feuchtigkeit stets erhaltende, mächtige (bis 10 cm starke) Decke bilden (*Alsophila*, *Dicksonia* u. a.). Gewöhnlich sind solche Luftwurzeln mit langen, braunen Wurzelhaaren bewachsen, welche die Wurzeln wie ein Filz umhüllen (*Asplenium Nidus avis*, *Blechnum brasiliense*).

Eine eigentümliche Form haben die Stämme der Gattungen *Marattia* u. *Angiopteris*. Sie sind kugelig, innerlich fleischig und im Alter mit grossen,

dicken Nebenblättern bedeckt (Taf. I.). Die exotische *Oleandra neriiformis* bildet aufrechte, mehrfach verzweigte, dünne Stengel, welche verzweigten Sträuchern ähnlich sind. An den Zweigen sitzen in entfernten Quirlen einfache Blätter. Die Achsen und Blätter dieses eigenartigen Typus sollten in morphologischer Beziehung noch aufmerksam untersucht werden. Die Zweige sind von steifen, grannentragenden, braunen Spreuschuppen dicht bedeckt.

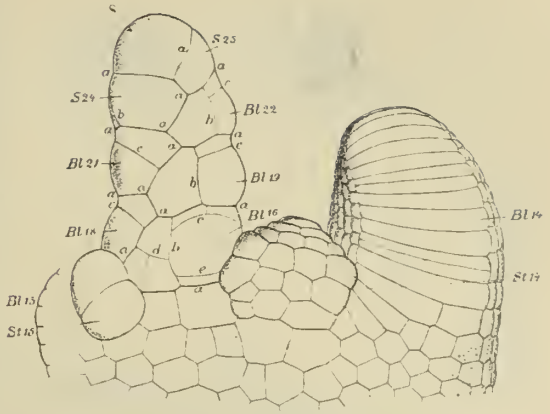


Fig. 159. Ceratopteris thalictroides. Stammscheitel mit der Scheitelzelle S, welche die ersten Segmente S abschneidet, Bl die Blatthöcker, St Spreuschuppen. (Nach Kny.)

Alle Rhizome und Stämme der Farne wachsen mit einer einzigen, meistens dreikantigen Scheitelzelle, welche den ersten grundlegenden Blattsegmenten die Entstehung verleiht. Die Segmentationstätigkeit dieser Zelle ist aber sehr langsam, denn im Verlaufe eines Jahres teilt sie nur einige Segmente ab (etwa so viele, als jährlich Blätter an der Achse des Farns erscheinen). Der Vegetationsgipfel an der Achse mit der Scheitelzelle ist wohl kaum wo besonders hervortretend, blos bei *Ceratopteris* zeigt er sich als dünner, cylindrischer Auswuchs, an welchem die ersten Zellsegmente schön zu sehen sind (Fig. 159).

Die horizontal auf dem Wasser schwimmenden Stengel der Gattungen *Azolla* und *Salvinia* sind fadenförmig und der Länge nach dorsiventral beblättert; bei der erstgenannten stehen die Blätter dicht in zwei abwechselnden Reihen, bei der zweiten in entfernten, dreizähligen Quirlen.

Die Rhizome der Gattungen *Salvinia* und *Marsilia* sind sich sehr ähnlich, lang kriechend, dünn, in zwei Reihen entfernt abwechselnd beblättert, wurzelnd und verzweigt (die Wurzeln stets unter den Blättern). Die Rhizomäste der australischen Art *Marsilia hirsuta* R. Br. verdicken sich zu kugeligen oder birnförmigen Knollen, welche einen Durchmesser von bis 15 mm erreichen. Mittelst dieser Knollen ruht die Pflanze zur Trockenzeit im trockenen Schlamme aus.

Die Achsen der lebenden *Lycopodineen* sind im Ganzen gleichgestaltet. Eine abweichende Gestaltung besitzt blos die Achse der Gattung *Phylloglossum*, welche zu einer, einige grundständige, lineale Blätter tragenden Rosette stark verkürzt ist. Wir haben schon oben bemerkt, dass sich nach Bower stets jährlich eine Wurzelknolle entwickelt, mittelst welcher die Pflanze zur Trockenzeit (in Australien) im Substrat ausdauert,

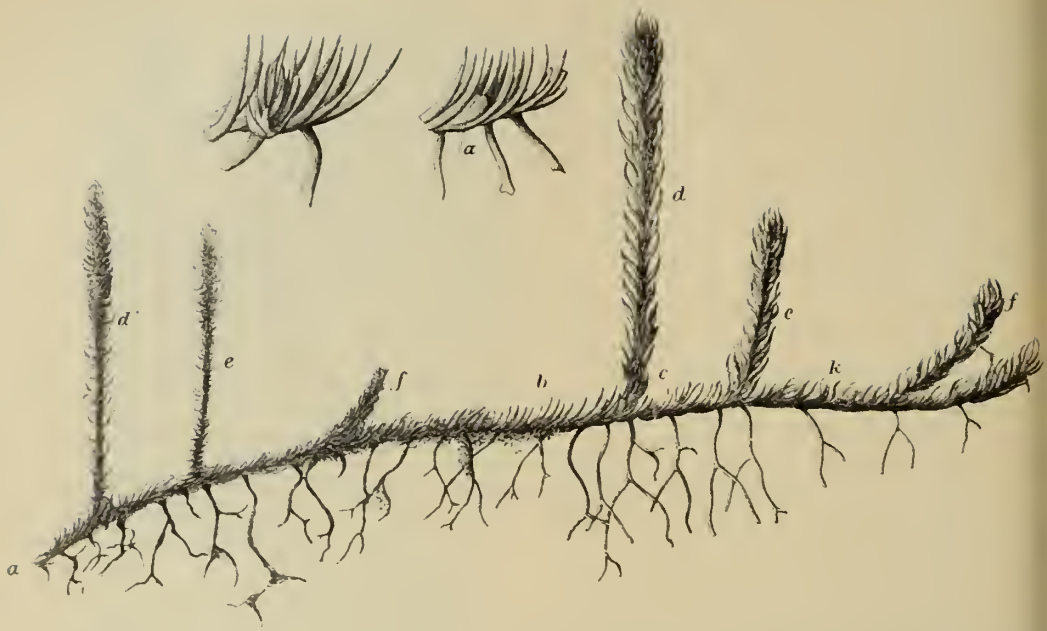


Fig. 160. **Lycopodium inundatum.** d, e zwei Blütenähren, die Gabel c, d beendet den Zweig b, die Gabel e, k beendet den Zweig c, die Gabel f, i beendet den Zweig k, die Zweige f, i verbleiben mit ihren Stammspitzen für das nächste Jahr, alles Übrige stirbt aber ab. Oben zwei Adventivknospen. (Original.)

während die übrigen Teile der Pflanze zu Grunde gehen. Beim Eintritte der Regenzeit wächst aus der Knolle eine neue Pflanze. Wir haben da also ein ähnliches periodisches Leben, wie bei der Gattung *Orchis*. Die an dem Reserveknöllchen entstehende Knospe ist allerdings kein Achselprodukt.

Übrigens haben die Gattungen *Lycopodium*, *Tmesipteris* und *Psilotum* die oberirdischen Stengel verschiedenartig dichotomisch verzweigt, überall gleich dick und gleich dicht beblättert, kriechend, aufrecht, hängend, klimmend oder schlingend. Die Wurzeln bilden sich endogen an den Stengeln in der Regel unter dem Winkel der Gabelzweige, erst später an den niederliegenden Achsen auch anderwärts an der Unterseite der Äste (Lycopodium clavatum). Die unterirdischen Rhizome (wo sie vorkommen) sind kriechend und mit kleinen Blattschuppen besetzt. Eigentümliche Wurzelstöcke besitzt die Gattung *Psilotum*. Sie sind fleischig, eine Fülle von Reservestoffen enthaltend, dichotomisch verzweigt und vollständig wurzellos, so dass sie selbst die Wurzel nachahmen, deren Funktion sie auch vermittelst zahlreicher Wurzelhaare an der Oberfläche verrichten, indem sie auffallend an ähnliche Rhizome der Gattung *Coralliorhiza* erinnern. An ihrer Oberfläche kann man ungemein kleine, verkümmerte Schüppchen (Blättchen) bemerken, welche grösser werden, wenn die Rhizomzweige

näher zur Erdoberfläche gelangen. *Psilotum* ist demnach eine wurzellose Pflanze.

Auch die Gattung *Selaginella* hat dünne, gabelig vielästige, oberirdische Achsen und manchmal überdies oberirdische oder wenigstens grundständige schuppige Rhizome. Die Achsen sind gleichmässig der Länge nach beblättert, entweder (wie bei Lycopodium) radiär oder dorsiventral. Selten sind sie wurzellos; gewöhnlich tragen sie dort, wo sie sich verzweigen, sogenannte »Wurzelträger«, über welche wir weiter unten noch mehr sprechen wollen. Nur *Sel. selaginoides* hat keine Stengelwurzelträger, sondern ist mittelst eines dünnen, glatten, hypokotylen Teiles in der Erde befestigt, wo sie zahlreiche Wurzeln treibt.

Alle Arten der genannten Gattungen vom Typus der *Lycopodineen* sind ausdauernde Pflanzen. Ein periodisches Leben führt blos die Gattung *Phylloglossum*, wie schon dargelegt worden ist, dann *Lycopodium inundatum* (von dem in der Literatur irrtümlich gesagt wird, dass es einjährig sei).

Der Stengel von *Lycopodium inundatum* ist sehr einfach und regelmässig zusammengesetzt und streng dichotomisch verzweigt. Unrichtig ist also die Behauptung der Literatur, dass er sich monopodial verzweigt; im Gegenteil ist hier eine im höchsten Grade typische Dichotomie vorhanden. Die heurige grüne Pflanze ist niederliegend (Fig. 160) und besteht aus einem aufrechten, die Blütenähre tragenden (d), dann noch einem, ähnlichen (e) Zweige. Dieser Zweig ist das Ende einer dichotomischen Gabel (c), deren eine Zinke der fertile Zweig (e) und deren andere Zinke der sterile und weiter wachsende Zweig (k) darstellt. Ebenso ist das Glied (c) eine Zinke der Gabel (b) und die Zinke (d) die andere. Der Zweig (k) teilt sich abermals dichotomisch in Gabeln (f, i). Die letzten Gipfel dieser Gabeln umhüllen sich beim Eintritte des Winters mit zahlreichen, grossen Blättern und wenn dann über den Winter die ganze Pflanze abstirbt, bleiben sie allein als Innovationsknospen für den nächsten Sommer übrig. So entstehen im Sommer aus diesen Knospen immer zwei neue Pflanzen. Sie wachsen und verzweigen sich wiederum regelmässig in der eben erwähnten Weise. Interessant ist hiebei, dass die Gabeln *d, c, e, k* sich senkrecht zum Substrat, die Gabeln *f, i* dagegen horizontal zu demselben verzweigen.*)

Der Achsenscheitel der Gattung *Lycopodium* wächst durchweg vermittelst einer ganzen Gruppe von Zellen und ist auch breit stumpf abgerundet, so dass es vergeblich wäre, in der grossen Menge gleicher Scheitelzellen diejenige zu suchen, welche die terminale sein sollte. Bei den *Lycopodien* ist es daher über allen Zweifel gewiss, dass die früher allgemein angenommene Ansicht, als ob alle Gefässkryptogamen mittelst einer einzigen Terminalzelle wachsen würden, unrichtig ist. Auch *Isoëtes* wächst nicht mittelst einer einzigen Terminalzelle, sondern mittelst einer Gruppe von Zellen.

*) Diese interessanten Verhältnisse habe ich in meiner, im J. 1892 publizierten Arbeit auseinandergesetzt; diese Sache jedoch (sowie überhaupt meine ganze, eben erwähnte Arbeit) wurde von Pritzel (in Engl. Familien 1900) ganz und gar unbeachtet gelassen.

In der Gattung *Selaginella* kommen nach der Beobachtung verschiedener Autoren beide Arten des Terminalwachstums vor: bei Arten, welche einen scharf zugespitzten Scheitel haben, ist eine einzige Scheitelzelle vorhanden, bei Arten jedoch, wo der Scheitel abgerundet ist, gibt es der Terminalzellen mehrere. Zu den ersteren gehören z. B.: *S. serpens*, *S. Martensii*, *S. hortensis*, *S. viticulosa;* zu den letzteren: *S. arborescens*, *S. Wallichii*, *S. Lyallii*. Bezüglich einiger Arten wie: *S. selaginoides* sind die Ansichten der Autoren (Hegelmaier, Bruchmann) nicht geeinigt. Naegeli hat gar sichergestellt, dass bei einer und derselben Art *(S. ciliata)* der Scheitel bald vermittelst einer Zelle, bald mittelst mehrerer Zellen wächst.

Dieses Thema hat zu vielen Arbeiten Anlass gegeben (siehe z. B. die Arbeit H. Danglers: Über das Scheitelwachstum des Gymnospermenstammes, München 1882) und man kann sagen, dass es hier so viele verschiedenen Ansichten, als Arbeiter gibt. Von unserem vergleichenden morphologischen Standpunkte ist es eigentlich ganz gleich, ob die Achse am Scheitel mittelst einer oder mehrerer Zellen wächst. Wir glauben auch, dass die botanische Wissenschaft in keiner Beziehung aus dieser Erkenntnis etwas erhebliches zu schöpfen imstande wäre. Wir sind ferner der Ansicht, dass auch unter den Farnen Fälle zum Vorschein gelangen werden, wo der Scheitel mittelst mehrerer Terminalzellen wächst. Für die *Marattiaceen* und *Ophioglossaceen* wenigstens hat es Russov schon bewiesen. Auch Schwendener hat es für die Wurzeln der *Marattiaceen* bestätigt.

Naegeli beging einen Fehler, wenn er angenommen hat, dass die Unterscheidung des Terminalwachstums mittels einer oder mehrerer Zellen für die Beurteilung der Verzweigungsart der Gefässkryptogamen von Belang sei. Er behauptet nämlich, dass eine wahre Dichotomie nur dort erfolgt, wo sich eine einzige Terminalzelle vorfindet, welche sich deutlich in zwei Hälften als Scheitel neuer Gabeln teilt. In allen übrigen Fällen soll angeblich die Verzweigung eine monopodiale sein. Dies ist aber eine schon aus dem Grunde verfehlte Ansicht, weil es sich in vielen Fällen überhaupt gar nicht einmal konstatieren lässt, ob das Scheitelwachstum durch eine oder mehrere Zellen erfolgt. Überdies ist jede Beurteilung der Verzweigung des Achsenscheitels auf Grundlage der Tätigkeit der Terminalzellen für die Morphologie ganz wertlos. Kein Anatom kann genau nachweisen, ob sich der Wachstumsscheitel in zwei gleiche Zellgruppen geteilt hat und ob beide Gruppen (später als Höcker) gleich hoch stehen. Dem Einen scheint es, dass der abgeteilte Höcker etwas tiefer, dem Anderen, dass er höher steht; dem Einen kommt er mit dem ersten gleich, dem Anderen kleiner als der erste vor. Vergleichen wir in dieser Beziehung nur die Angaben in den Arbeiten Naegelis, Pfeffers, Strasburgers, Bruchmanns, Treubs u. a.

Die Beurteilung der Verzweigungsart der Achsenscheitel kann nur an bereits erwachsenen Stadien und auf vergleichender Grundlage geschehen, was im Nachfolgenden noch eingehend nachgewiesen werden wird. Im

voraus aber mag gleich bemerkt werden, dass wir bei unseren Abschätzungen in dieser Beziehung anatomische und entwicklungsgeschichtliche Befunde ganz beiseite lassen, weil dieselben nicht massgebend sind.

Der Stamm der Gattung *Isoëtes* ist kurz (Fig. 143), einem angeschwollenen Knollen ähnlich, dicht mit Blättern besetzt. Durch zwei der Länge nach verlaufende Einschnitte ist er in zwei Lappen geteilt; aus den Einschnitten kommen die Wurzeln hervor.*) Der Stammscheitel ist flach, breit und der Stamm selbst infolge der fortwährenden Verdickung und unbedeutenden Verlängerung im Alter schüsseltörmig eingedrückt und von jungen Blättern überwölbt. Der Stamm besitzt einen Ring von Meristem (eine Art von Cambium), wodurch der innere Gefässbündelteil des Stammes und äusserlich die Rindenschicht nachwächst. In demselben Verhältnisse fällt und fault dann die alte Rinde ab. Ganz analoge anatomische aber noch vollkommenere Verhältnisse zeigen die holzigen Stämme der Gattung *Sigillaria*. Der Stamm von *Isoëtes* verzweigt sich nur sehr selten und zwar streng dichotomisch — also wieder wie bei den *Sigillarien*.

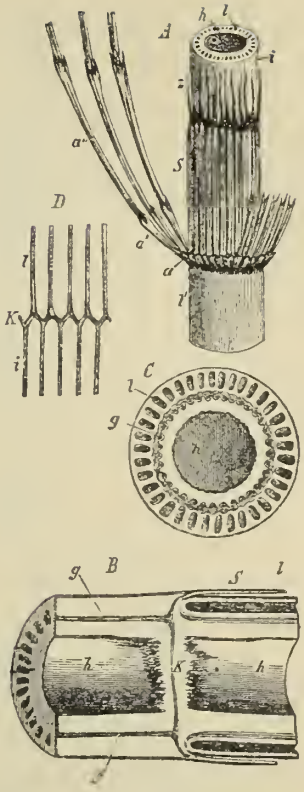


Fig. 161. Equisetum maximum. A) Stück eines aufrechten Stammes, i) Internodien, h) Centralhöhle, l) Vallecularhöhlen, d) Blattscheide, z) deren Zipfel, a) die Zweigglieder; B) Längsschnitt eines Rhizoms, k) Diaphragma, g) Leitbündel; C) Querschnitt ein. Rhizoms; D) Verbindung der Leitbündel. (Nach Sachs.)

Die Achsen der Gattung *Equisetum* (Fig. 161) sind alle gleichgebaut. Sie sind aufrecht, walzenförmig, in regelmässigen Abständen gegliedert, im Inneren mit einer centralen Höhlung versehen, in den Knoten aber durch massive Querwände (Diaphragma) gegliedert. Ausser der Centralhöhlung läuft zwischen den Gefässbündeln noch ein Ring von Seitenkanälchen hindurch, ja unter dem Gefässbündel selbst befindet sich noch ein kleinerer Kanal. Auf den Knoten sitzt die gezähnte Blattscheide und eventuell ein Quirl von Seitenzweigen. Die Glieder sind der Länge nach gerippt und gefurcht. Die oberirdischen Stengel sind entweder einfach und mit einer Blütenähre beendigt (*E. arvense*, *E. hiemale*), oder quirlig verzweigt (*E. palustre* u. a.). Bei einigen Arten sind die Achsen der zeitlich im Frühjahre blühenden Stengel nicht grün, ohne Spaltöffnungen, nach

*) Es ist nicht unmöglich, dass diese zwei (manchmal drei) Einschnitte den Längsfurchen am Stamm der Sigillarien, welche der Gattung Isoëtes so verwandt sind, entsprechen.

Fig. 162. **Equisetum silvaticum**, a, b) fertile Frühjahrsachsen. (Nach Maout.)

der Verstäubung bald zugrunde gehend. Diese Stengel sind an den unterirdischen Wurzelstöcken schon im Herbste angelegt und treten an die Erdoberfläche durch das Interkalarwachstum der Glieder (*Equisetum arvense, E. maximum, E. pratense*) empor. Erst im Sommer treiben sie aus den Wurzelstöcken oberirdische, verzweigte und vollkommen grüne, assimilierende Achsen (mit Spaltöffnungen). *E. silvaticum* (Fig. 162) blüht zwar

wie die eben Genannten, aber nach dem Abblühen vertrocknet nur das Endglied mit der Blüte, während der übrige Stengel sich in grüne Zweige zu teilen beginnt. Ausserdem aber treibt E. silvaticum auch noch aus dem Wurzelstocke grüne, sterile, verzweigte Sommerachsen.

E. palustre, E. limosum u. a. treiben im Sommer grüne, verzweigte und blühende Achsen (nur von einer Art). Diese Stengel sterben im Herbste ab, während sie bei *E. hiemale, variegatum* und *trachyodon* steif, fest und grün bleiben, auch den Winter über.

Alle Schachtelhalme sind ausdauernd und manche von ihnen haben einen stattlichen Wuchs. So erreicht *E. xylochaeton* (in Peru und Chili)

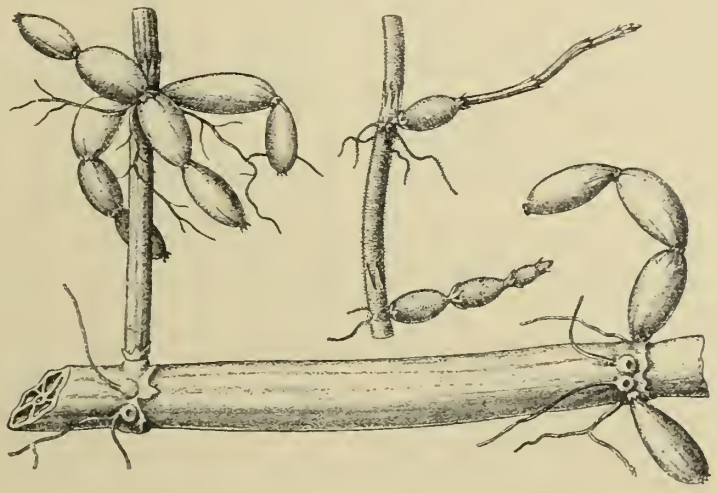


Fig. 163. Knollig verdickte Glieder an unterirdischen Sprossen von **Equisetum maximum** (oben) und **E. palustre** (unten). (Nach Duval-Jouve.)

die Höhe von bis 7 m und erinnert dadurch an die riesigen Arten aus der geologischen Zeit (*E. arenarium, E. Mougeottii, E. Phillipsii* im Lias, Keuper und in der Kreide). *E. giganteum* aus Westindien ist klimmend, bis 12 m lang. Die unterirdischen Wurzelstöcke vieler Schachtelhalme kriechen in der Tiefe von 1—2 m und bis auf weite Entfernungen, so dass sie auf Feldern zu einem unausrottbaren Unkraut werden (*E. arvense*). Deshalb wachsen sie auch immer gesellig, oft in ungeheuerer Menge und eigene Formationen bildend (E. limosum in Teichen). Die unterirdischen Wurzelstöcke treiben nicht vollständige Zweigquirle, sondern nur 1-2 Seitenzweige. Bei den Arten *E. arvense, E. maximum* und *E. palustre* verdicken sich die Glieder der Wurzelstöcke zu kugeligen Knollen (Fig. 163), welche reichlich mit Reservestoffen angefüllt sind. Dieselben können auch in kugelige Glieder gebrochen lange ausruhen und dann wiederum in neue lange Wurzelstöcke auswachsen, wodurch ihre vegetative Vermehrung ausgiebig gefördert wird.

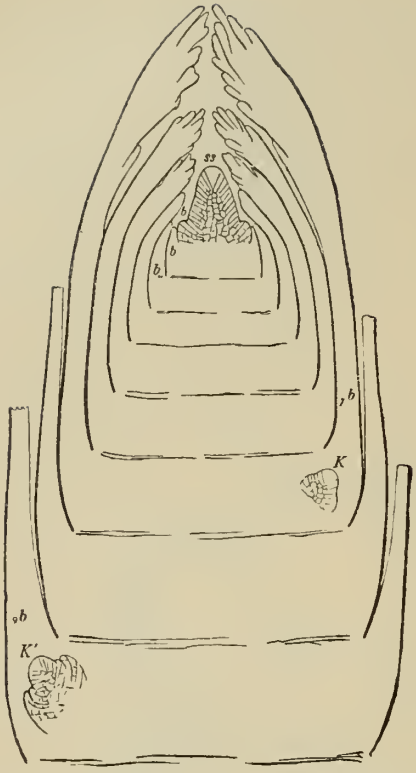


Fig. 164. **Equisetum arvense.** Längsschnitt durch einen jungen Spross, ss) Scheitelzelle, b) Blätter, K) Seitenknospe. (Nach Sachs.)

Die Wurzelstöcke tragen nur kurze und verkümmerte Blattschuppen und sind durchweg solid, ohne Höhlungen und Kanäle.

Der Stengel der Schachtelhalme wächst am Scheitel durch eine dreiseitige Zelle und der Scheitel selbst ist scharf zugespitzt (Fig. 164), von den Scheiden der jungen Glieder unter dem Scheitel dicht bedeckt und so geschützt.

e) Die Verzweigung der Achsen bei den Gefässkryptogamen.

Mit diesem Kapitel treten wir an einen der wichtigsten Punkte der Morphologie der Gefässkryptogamen heran. Es ist verwunderlich, dass gerade dieser Gegenstand sowohl in den Monographieen, als auch in den botanischen Encyklopaedieen bisher so vernachlässigt worden ist, obgleich man bei auch nur oberflächlichem Einblick in die Literatur sich bald überzeugen kann, dass nirgendwo so viel sich widersprechender Arbeiten geleistet worden ist, als wie hier. Die hervorragendsten Autoren erforschten die Stellung und Entwickelung der Zweige bei den Süsswasser- und Meeresalgen mit staunenswerter Ausdauer bis in die kleinsten Details und leiteten daraus förmlich philosophische Schlüsse bezüglich der Phylogenese der Pflanzen ab, aber über die Verzweigung, die Stellung der Blätter und Zweige an der Achse und die Orientierung beider zu einander bei den Gefässkryptogamen, welche einen Übergang zwischen dem Reiche der Kryptogamen und Phanerogamen bilden, hat sich niemand viel gekümmert. Soweit mir lebendes Pflanzenmaterial von heimischen und exotischen Gefässkryptogamen zugänglich war, habe ich in dieser Beziehung schon im J. 1890, wo ich meine erste, dann im J. 1892, in welchem ich meine zweite Arbeit über diesen Gegenstand veröffentlicht habe,*) eifrige Beobachtungen angestellt.

*) Beide erwähnten Arbeiten sind leider in der Weltliteratur unbeachtet geblieben, ja selbst der heimische Botaniker Čelakovský hat sie in seiner Publikation »Gliederung der Kaulome«, in welcher er sich ganz auf die — durchweg falschen — Angaben der älteren Literatur gestützt hat, vollständig ignoriert.

Eine Reihe von Autoren hat sich bemüht, nachzuweisen, dass die Seitenzweige der Farne im Zusammenhange mit den Blättern stehen. Schon Karsten hat in seiner, im J. 1847 erschienenen Arbeit über die Palmen behauptet, dass die Seitenzweige der Farne bald an der Basis der Blattstiele (Alsophila prunata), bald in der Nähe der Blattstielinsertion sitzen. Döll (Flora Badens) meinte wieder, dass die Zweige der Lycopodien und Selaginellen neben den Blattbasen entstehen. Aber die konfusesten Ansichten über die Verzweigung der Farne hat in seiner Arbeit Mettenius geäussert. Er will gefunden haben, dass alle Nebenzweige der Farne eine gewisse Abhängigkeit von der Blattstellung aufweisen, dass diese Abhängigkeit aber keine Gesetzmässigkeit zeige, sondern sich je nach der Art mannigfaltig anders gestalte. Er behauptet z. B. gesehen zu haben, dass die Mehrzahl der Arten der Gattung *Trichomanes* wahre Achselknospen besitzt, wozu er aber sofort hinzufügt, dass bei einigen Arten diese Knospen aus der Achsel auf den Stengel hinaustreten.*) Bei einer ganzen Reihe von Arten erfolgt nach Mettenius ein seitliches Heraustreten der Knospen aus den Achseln (Hymenophyllum, Trichomanes**) und zwar derart, dass schliesslich bei einigen Arten eine Stellung derselben neben der Blattinsertion zum Vorschein gelangen soll. Unter der Blattbasis sollen bei *Alsophila aculeata* und *Cibotium Schidei* Knospenbildungen vorkommen. Mettenius behauptet weiter, dass auch auf dem Rücken der Blattbasis (bei *Alsophila prunata* und *Cibotium Schidei*) Knospen vorkommen. Ja auch zwei Knospen können angeblich zu einem Blatte gehören (*Polypodium grandiens*) und schliesslich (bei *Hypolepis amaurorhachis*) sogar eine rechts und die andere links von der Blattinsertion.

Alle diese Angaben sind morphologisch unrichtig und können schon aus blosser vergleichender Erwägung a priori zurückgewiesen werden. Wir haben gesehen, dass schon bei den höher organisierten Algen (den Rhodophyceen und Melanophyceen), dann bei den Charophyten und Muscineen sich immer eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Verzweigung der Prothallien und in dem Verhältnisse der Blätter zu den Seitenzweigen stabilisiert. Diese Gesetzmässigkeit galt entweder für eine ganze Abteilung dieser Pflanzen, oder wenigstens für gewisse Familien oder Gattungen. Ebenso wie sich in anderen Punkten eine Stabilisierung der morphologischen Merkmale bei den höher organisierten Pflanzentypen kennzeichnet, so müssen gewiss auch die Regeln der Verzweigung und Orientierung der Blätter zu den Haupt- und Nebenachsen bei so hoch organisierten Pflanzen, wie es die Gefässkryptogamen sind, festgelegt sein.***)

*) Hiedurch wird am besten bestätigt, dass diese Achselstellung nur scheinbar ist.

**) Es gäbe also in derselben Familie bis 3 Orientierungsarten der Blätter zu den Achsen!

***) Es scheint, dass Mettenius überhaupt in der Morphologie wenig bewandert ist, denn er behauptet sogar, dass auch bei den Phanerogamen häufig Fälle vorkommen, wo die Achselknospen seitwärts von der Achsel sitzen (pag. 613). Belege hiezu führt er allerdings nicht an.

Im Folgenden werden wir aber aus Fakten nachweisen, dass Alles, was Mettenius behauptet hat, irrtümlich ist.

An die Ansichten des genannten Botanikers hat sich auch Prantl in seinen zwei Arbeiten gehalten. Prantl behauptet ferner unter anderem, dass z. B. *Cystopteris montana* zwei Blattknospen habe, von denen die eine immer an der anodischen und die andere an der katodischen Seite zum Vorscheine gelange.

Es scheint, dass Sadebeck nicht gewusst hat, was Richtiges er sich aus dieser literarischen Verwirrung auswählen solle, bemerkt aber dennoch (pag. 44), dass sich die Blätter und Seitenzweige der Farne von einander unabhängig an der Hauptachse entwickeln.

Luerssen, welcher sich so viel mit den Farnen beschäftigt hat, citiert blos andere Autoren, insbesondere Prantl; er selbst hat zur Lehre nichts beigetragen.

Bitter, so wie die Mehrzahl der Autoren in Englers Familien hat sich um dieses Thema gar nicht gekümmert; er citiert blos die Angaben anderer Botaniker*). Ihm zufolge hat Poirault bei *Ophioglossum vulgatum* Dichotomie und Milde in seltenen Fällen gabelig geteilte Wurzelstöcke bei der Gattung *Botrychium* gefunden.

Geradeso verworren sind die Angaben über die Verzweigung der Achsen bei den *Lycopodineen*. Wir haben schon oben erwähnt, dass die Autoren schon darin zu keiner Übereinstimmung gelangen können, wie der Vegetationsscheitel der Achse arbeitet; es ist daher nicht zu verwundern, wenn auch ihre Ansichten über die Art und Weise der Verzweigung sehr auseinandergehen.

Die Gattung *Lycopodium* verzweigt sich nach Pritzel verschieden, monopodial und dichotomisch, die Zweige sind aber nicht zu den Blättern orientiert. Die Vermehrungsknospen von *L. inundatum* nennt er pseudoadventiv. In dieselbe Kategorie versetzt er die Vermehrungsknospen des *L. Selago*. Um die Verzweigungsart der Gattungen *Tmesipteris* und *Psilotum* kümmert er sich gar nicht.

Die Gattung *Selaginella* verzweigt sich nach Pfeffers Ansicht zufolge entwickelungsgeschichtlicher und anatomischer Umstände dichotomisch. Dem widersprechen aber die anatomischen Befunde Treubs, welcher blos eine monopodiale Verzweigung anerkennt.

Es gibt jedoch auch Studien von Autoren aus älterer und neuerer Zeit, welche ihre Ansichten über die Verzweigung der Gefässkryptogamen in anderer, geordneter und der Wahrheit näher kommenden Weise ausgesprochen haben. Diese Ansichten widerstreiten den allgemein giltigen morphologischen Gesetzen nicht und bringen in diese ganze Pflanzenabteilung Einheit.

*) Hiebei hat er meine Arbeit aus dem Jahre 1892, in welcher ihn gewiss wenigstens die Abbildung des verzweigten Rhizoms der Gattung Botrychium hätte interessieren können, gänzlich ignoriert.

Am bestimmtesten und richtigsten hat diesen Gegenstand schon Brongniart im Jahre 1837 in seiner Fossilen-Flora begriffen. Derselbe sagt, dass den Gefässkryptogamen die Achselknospen fehlen und dass die Achsen der Farne und Lycopodiaceen sich durchweg dichotomisch, dagegen die Equisetaceen mit Hilfe von immer zwischen zwei Blättern hervorkommenden Knospen verzweigen. Hofmeister in seinem Werke »Vergl. Untersuchungen über die höheren Kryptogamen« und in seiner Abhandlung über die Verzweigung der Farne (Abhandl. d. k. S. Gesellschaft der Wissenschaften V.) nimmt für die Farne, dann für *Lycopodium* und *Selaginella* blos die dichotomische Verzweigung an, ja er sagt, dass bei *Selaginella* die vollkommenste und regelmässigste Dichotomie im Pflanzenreiche überhaupt vorkomme. Er macht auch schon von dem Unterblatt Erwähnung, welches unter der Gabel der Dichotomie steht. Er stellt in Abrede, dass die Seitenzweige der Farne in irgend einer Weise zu den Blättern orientiert seien, insbesondere, dass irgend welche Achselknospen existieren. In demselben Sinne hat sich auch der geniale Morpholog Stenzel ausgesprochen.

In neuerer Zeit nimmt auch Potonié die wahre Dichotomie als Grundlage der Verzweigung der Gefässkryptogamen an.

Nicht minder gelangte auch Bruchmann auf Grund der Teilung des Vegetationsgipfels zu der Überzeigung, dass bei den Selaginellen wahre Dichotomie vorkomme und dass auch dort, wo die schwächeren Zweige sich seitwärts stellen, nur ein scheinbares Monopodium vorhanden sei, welches eben durch ungleiches Wachstum der abwechselnden Gabeln entstanden ist.

Ebenso bemerkenwert ist die Auslegung Schimpers bezüglich der palaeozoischen Gattung Ulodendron (Lepidodendraceen), welche, in der unteren Partie mit zweireihigen Seitenzweigen, in der oberen mit zweireihigen Sporenähren versehene Stämme darstellt. Diesem zufolge sollte es ein Monopodium sein, Schimper bemerkt aber richtig, dass es sich um ein dichotomisches Sympodium handle. Mit Rücksicht auf diese richtige Auffassung der Verzweigung der fossilen Gattung *Ulodendron* nimmt sich die Erklärung Hegelmaiers der Verzweigungsart von *Lycopodium inundatum*, der zufolge dieselbe angeblich monopodial vor sich geht, ganz sonderbar aus.

Über die Verzweigung der Gattung *Equisetum* finden wir allerdings unter den Autoren keine streitigen Ansichten. Alle kommen darin überein, dass hier ein wahres, quirliges Monopodium vorhanden sei.

Wenn wir alle die angeführten Ansichten über die Verzweigung der Gefässkryptogamen untereinander vergleichen und wenn wir unsere eigenen Beobachtungen hinzufügen, so können wir hier folgende allgemein giltige morphologische Gesetze hervorheben:

1. Die Gefässkryptogamen verzweigen sich nach zwei Typen: a) durch wahre Dichotomie, b) durch ein quirliges Monopodium. Zum zweiten Typus gehören alle Equiseti-

neen (und vielleicht auch die Gattungen *Salvinia* und *Sphenophyllum*); zum ersteren alle übrigen Gefässkryptogamen.

2. Das quirlige Monopodium der Schachtelhalme ist nicht identisch mit dem Monopodium der Phanerogamen.

3. Die typische Dichotomie hat beide Zweige gleich; wenn sich jedoch ein Zweig schwächer entwickelt als der andere und wenn er seitwärts gedrückt wird, was regelmässig abwechselnd an den hintereinander folgenden Gabeln geschieht, so entsteht ein dichotomisches Sympodium oder Dichopodium*), welches eine scheinbare Ähnlichkeit mit einem Monopodium der Phanerogamen hat.**)

4. Zwischen den Gabeln der Dichotomie, senkrecht auf ihre Ebene, wachsen manchmal noch 2 neue, von den beiden vorangehenden unabhängige Gabeln, wodurch Tetrachotomie entsteht.

5. Die gesamte Verzweigung der Gefässkryptogamen erfolgt ohne Orientierung zu den Blättern; blos bei der Dichotomie geschieht es, dass das der Letzteren nächste Blatt so über die Dichotomie fällt, dass es deren Winkel halbiert (was besonders bei den zwei- und vierreihig gestellten Blättern stattfindet).

6. Die Zweige der Dichopodien stehen an der Achse in regelmässigen Entfernungen, gewöhnlich nach einer bestimmten Anzahl von Blättern. Von diesen müssen die stabilen Adventivknospen unterschieden werden, welche wann und wo immer an der Achse oder an der Basis der Blattstiele aufwachsen können und sowie sie auf der Blattspreite bei bestimmten Arten bestimmte Stellen einnehmen, kommen sie bei bestimmten Arten an bestimmten Stellen am Stamme vor.

Sehen wir nun zu, wie diese Gesetze sich bei den einzelnen Familien der Gefässkryptogamen bewähren.

Die Achsen der Farne zeigen hauptsächlich 2 Typen: entweder sind sie dicht beblättert und dann entweder überhaupt einfach oder wenig verzweigt, oder entfernt beblättert und dann regelmässig reichlich verzweigt. Zu den ersteren gehören die säulenförmigen Stämme der Baumfarne, welche durchweg einfach bleiben; nur gewissermassen abnorm oder ausnahmsweise sind dieselben äusserst selten dichotomisch geteilt***). Auch die Wurzelstöcke

*) Pax (l. c.) bezeichnet mit diesem Worte jede Dichotomie überhaupt, wir verstehen aber unter einem Dichopodium nur eine Form der echten Dichotomie. Die Bezeichnung »Dichopodium« in diesem Sinne gegenüber dem »Monopodium« ist gewiss trefflich.

**) Das quirlige sowie jedes andere Monopodium der Phanerogamen besitzt unter dem Seitenzweige ein Stützblatt.

***) Siehe z. B. die Bemerkung in Penzigs Teratologie bezüglich der verzweigten Alsophila (S. 519. II.).

von *Aspidium Filix mas, Athyrium Filix femina* u. a. gehören hieher und bleiben gewöhnlich einfach. Bei dem ersteren bilden sich aber häufig an der Basis der Blattstiele Adventivknospen, durch welche sich sodann der Wurzelstock verzweigt. Auch an den Stämmen der baumartigen Farne entstehen manchmal an der Blattstielbasis Adventivknospen (zuweilen sogar auch an den Blattnarben). Die Wurzelstöcke der gemeinen *Struthiopteris germanica* sind ebenfalls einfach und dicht mit Blättern besetzt. Die Basen der abgefallenen Blätter dauern lange aus, so dass das Ganze zur Winterszeit einem schuppigen Zapfen ähnlich ist.

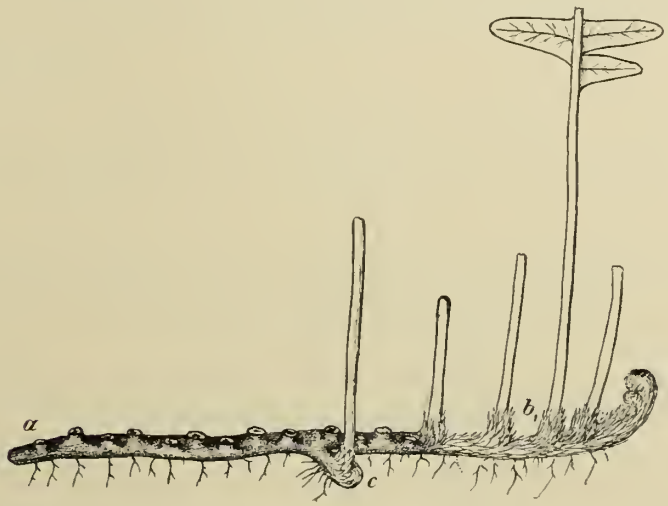


Fig. 165. **Polypodium vulgare.** Ein dorsiventrales Rhizom mit zweireihig gestellten Blättern, a) die Blattnarben der vorjährigen Partie, b) Blätter dieses Jahres, c) ein Seitenzweig. (Original.)

Wo immer (!) zwischen den Blättern wachsen abermals stabile Adventivknospen, welche sich zu langen Ausläufern verlängern. In der Literatur wird angeführt, dass sie an der Basis der Blattstiele entstehen, wovon ich mich nicht überzeugen konnte. Die ganze Rhizomachse ist eigentlich von den herablaufenden Spuren der Blattstiele bedeckt, so dass sie allerdings, sie mögen wo immer entstehen, stets zu einer Basis in Bezug gesetzt werden können.

Wir haben diese Knospen stabile Adventivknospen genannt. Diese Bezeichnung hat zuerst Strasburger*) eingeführt und das wirklich mit vollem Rechte. Sowie an den Blättern vieler Farne an bestimmten Stellen regelmässig Adventivknospen sich zeigen, so geschieht es auch am

*) Strasburger (in seiner Monographie von Azolla) hat so freilich auch alle Seitenknospen benannt, ohne Adventiv- und normale (Scheitel-) knospen zu unterscheiden.

Fig. 166. **Polypodium Dryopteris.** Dichotomisch verzweigtes Rhizom, a) Angularblätter, b) eine junge Dichotomie, c) eine Leiste in der Dichotomie. (Original.)

Stamme, oder an den Polstern oder an den Basen der Blattstiele. Infolge dessen sitzen sie bei einigen Arten immer an der Basis der Blattstiele, bei anderen unter dessen Basis, bei noch anderen an einer oder an beiden Seiten der Insertion. Durch diese Knospen verzweigt sich auch stets die betreffende Farnart. Diese Knospen müssen allerdings gut von jenen unterschieden werden, welche am Achsenscheitel angelegt sind, von welch' Letzteren sie schon dadurch verschieden sind, dass sie sich häufig erst im späteren Alter oder unregelmässig (z. B. nur an einigen Blattstielbasen) entwickeln. Diese stabilen Adventivknospen hat Metteṇius offenbar mit der normalen Verzweigung der Farnachsen verwechselt. Ähnlich hat auch Prantl (Morphologie der Gefässkryptogamen) zu beweisen sich bemüht, dass nur durch diese Knospen die scheinbare Dichotomie der Farne erfolge.

Die Wurzelstöcke mit entfernten Blättern sind in der Regel stark gestreckt, häufig weit kriechend und mehr oder weniger dorsiventral. Eine vollkommene Dorsiventralität zeigt sich darin, dass die Blätter in 1—2 Reihen blos an der Oberseite des Wurzelstocks gestellt sind (*Polypodium vulgare* Fig. 165). *Polypodium Phegopteris*, *P. Dryopteris* u. a. sind nur schwach dorsiventral, denn die Wurzeln kommen zwar an der Unterseite des Rhizoms zum Vorschein, aber die Blätter sind radiär herum angeordnet, wobei die auf die Unterseite fallende Blattinsertion eine schiefe Verschiebung zeigt. Die Verzweigung erfolgt entweder scheinbar monopodial (Polypodium Phegopteris, P. Dryopteris, Davallia, Pteris aquilina u. a.) oder durch typische Dichotomie. Als Beispiel der erstgenannten Verzweigungsart kann uns *Polypodium Dryopteris* (Fig. 166) dienen, wo das dünne, weithin kriechende Rhizom fast regelmässig hinter dem vierten oder fünften Blatte sich derart verzweigt, dass ein Zweig mehr in der Richtung der alten Achse fortsetzt,

während der andere kürzer und einigermassen seitwärts geschoben ist. In einem solchen Falle kann nirgendswo eine Orientation der beiden Zweige zu dem nächsten Blatte sichergestellt werden. Und diese Verzweigungsart besitzt eine grosse Anzahl von Farnen mit langgegliederten, kriechenden Rhizomen.

Dass diese Verzweigung blos eine Modifikation der typischen Dichotomie ist, ersehen wir schon daraus, dass beide Zweige gleich stark sind und dass der untere doch immer um einen Winkel von der Richtung der alten Gabel abweicht. Einen glänzenden Beleg zu dieser Auslegung bilden vereinzelte Fälle eben bei *P. Dryopteris*, wo beide Zweige in gleiche Länge emporwachsen und in gleichem Winkel von der alten Gabel sich wegneigen, so dass in einem solchen Falle eine typische Dichotomie (!) entsteht. Und in diesem Falle steht stets (!) das der Dichotomie zunächst befindliche Blatt ober oder unter der Gabel der Dichotomie, deren Winkel es halbiert! Diese Übergänge belehren uns am besten, in welcher Weise auf die scheinbar monopodiale Verzweigung der Farne gesehen werden muss.

Nicht nur bei den Farnen, sondern auch überall dort, wo die Blätter nicht dicht hintereinander mit kleinen Divergenzen (wie bei vielen Bärlappen) stehen, finden wir konsequent, dass in Fällen der typischen (häufig auch der scheinbar monopodialen) Dichotomie das derselben am nächsten befindliche Blatt sich ober oder unter die Dichotomie stellt und ihren Winkel halbiert. Dieses Blatt ist gewissermassen ein konstanter Charakter der Dichotomie der Gefässkryptogamen und bezeichnen wir dasselbe als »Angularblatt«.

Die Wurzelstöcke von *Aspidium Thelypteris* (Fig. 1, Taf. II.) sind den vorangeführten ähnlich, nur mit dem Unterschiede, dass sich der Wurzelstock hinter jedem 3.—4. Blatte in zwei, in jeder Beziehung gleiche Gabeln teilt, so dass hier eine vollkommen typische Dichotomie durchgeführt ist. Das Angularblatt fällt bald über, bald unter die Dichotomie; wenn es unterhalb dieselbe fällt, so ragt es zwischen beiden Gabeln empor. Manchmal ist es von der Dichotomie ein wenig weiter auf die alte Gabel verschoben. Über die dichotomische Teilung der Rhizome dieses Farns kann wohl kein Zweifel sein; man muss sich nur wundern, dass sie bisher von allen Forschern ganz unbeachtet geblieben ist.

Fig. 167. Lygodium scandens. Dorsiventrales und dichotomisches Rhizom, mit einreihigen Blättern (Nach Velen.)

Durch eine regelmässige Dichotomie zeichnet sich ebenfalls die Gattung *Lygodium* (Fig. 167) aus. Hier sind die Rhizome stark dorsiventral, an der

Fig. 168. **Pteris aquilina.** Zwei Rhizomstücke, ein wenig verkl., a) Hauptachse, c) die Blätter, s) die Seitenknospe, n) Achsenglied des Seitenzweiges s3), welcher das erste noch dem Stamme a) angehörende Blatt c3) trägt. Der Seitenzweig s) trägt ein ähnliches Blatt c) und sein erstes Blatt b1). (Nach Bayer.)

Unterseite bewurzelt, ziemlich kurz verzweigt und zwar durchweg typisch dichotomisch. Das Angularblatt fällt stets dicht über die Dichotomie.

Interessante Wurzelstöcke hat die gemeine *Pteris aquilina* (Fig. 168). Es ist bekannt, dass ihre Blätter aus der Erde weit von einander entfernt hervorkommen, was daher rührt, dass die Rhizome weit kriechend, mit entfernten Blättern besetzt und ausserdem sehr verzweigt sind, so dass gewöhnlich eine ganze Gruppe von Pflanzen im Walde auf demselben Standorte durch ein einziges Rhizom verbunden ist. In dieser Beziehung verweisen wir auf die veraltete Abbildung im Sachs' Lehrbuch, welches auch in die neuesten Encyklopaedieen immer wieder einwandert. Die Rhizome sind fast kahl und beträchtlich zusammengedrückt. An der Basis der Blattstiele befinden sich an der Mehrzahl der Blätter kleine zugerundete Höcker, welche allgemein als Adventivknospen ausgelegt werden. Gegen diese Anschauung habe ich schon im J. 1890 auf Grund eingehender

Studien Einwendungen erhoben, deren Inhalt etwa folgender ist: Der genannte Farn verzweigt sich nicht anders, als aus Knospen an der Blattstielbasis, obzwar dessen Rhizome so viel verzweigt sind. Unter dem Gipfel des Zweiges entwickelt sich ein seitlicher, abgerundeter Ansatz, von dem nicht gesagt werden kann, ob er ein Blatt oder einen Seitenzweig darstellt. Auf diesem Ansatz erscheint ein neuer Höcker, welcher mächtig wächst (das künftige Blatt), so dass der erste Höcker an seiner Basis als bedeutend kleiner erscheint (die vermeintliche Adventivknospe). Manchmal sind schon in der ersten Jugend beide Höcker gleich gross; aus einem sodann (auf der Seite gegen die Achse) entwickelt sich das Blatt. Die Blattstiele haben niemals Wurzeln, während der Rhizomteil Fig. 169, *n* reichlich bewurzelt ist auf gleiche Weise wie die Achse. Da sich dieser Farn anders nicht verzweigt, so wäre der Fall der Verzweigung in Fig. 169 unerklärlich, denn dann würde das Blatt *c* an der Aussenseite die Adventivknospe *s* und an der Innenseite die zweite Adventivknospe *d* tragen, was gewiss ganz merkwürdig wäre. Endlich hat Bayer anatomisch nachgewiesen, dass der Durchschnitt des Teiles *n* (Fig. 169) gerade solche Gefässbündel besitzt wie die Achse *a*, während der Durchschnitt des Blattstiels ganz andere Gefässbündel und sklerenchymatische Bänder enthält (Fig. 169).

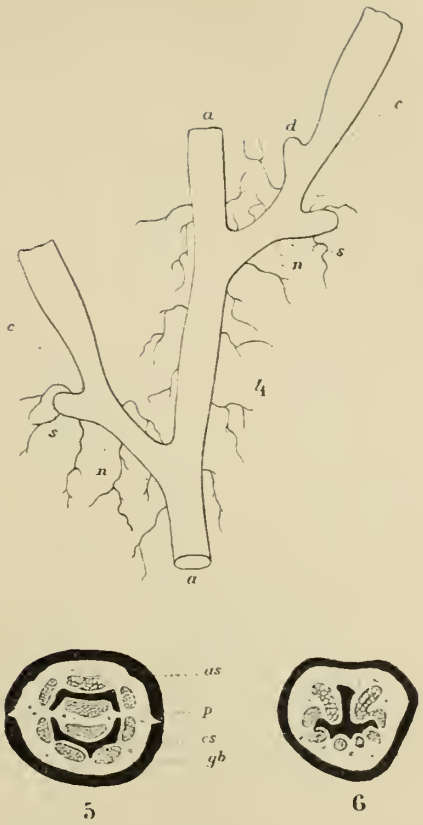


Fig. 169. **Pteris aquilina.** Schematische Darstellung eines Rhizomstückes, wo der Hauptachse angehörendes Blatt c) auf den Seitenzweig s, n) geschoben ist; d) neuer Seitenzweig zum Zweige s, n); s, n) hat Gefässbündel wie die Hauptachse; 5) Durchschnitt des Rhizoms, gb) Gefässbündel, as, cs) sklerenchymatische Streifen, p) Parenchym. 6) Querschnitt einer Blattstielbasis. (Nach Bayer.)

Das sind lauter Umstände, welche sehr gewichtig gegen die Adventivnatur der beschriebenen Knospen sprechen. Sehr wichtig wäre es noch die Entwickelung der keimenden Pflanze zu erforschen.

Die seitlichen verkürzten Zweige oder Knospen (die scheinbaren »Adventivknospen«) haben die Bedeutung von Reserve- oder Schlafknospen, wie Bayer treffend bemerkt, denn das über denselben stehende Blatt verschafft ihnen Reservestoffe und wenn dasselbe abgestorben ist, kann es

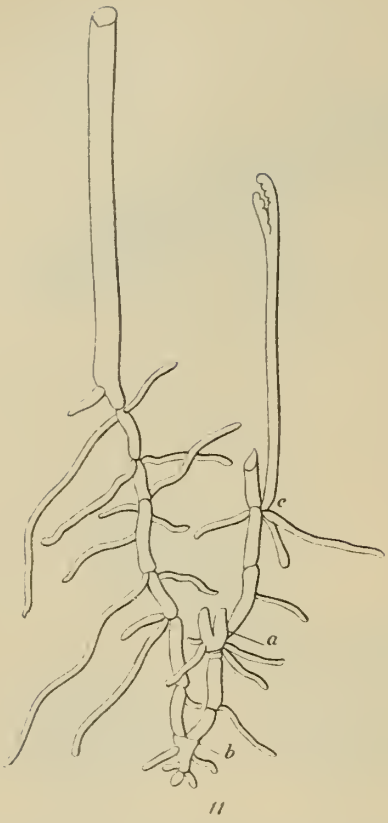


Fig. 170. Botrychium matricariaefolium. Dichotomisch verzweigtes Rhizom, a) eine neue Seitendichotomie, c) Dichotomie, b) erste Dichotomie. (Nach Velen.)

noch 6 Jahre ausruhen. Auch sein Scheitel ist, wie Hofmeister beobachtet hat, zu diesem Ausruhen dadurch eingerichtet, dass das oberflächliche, umgebende Gewebe es umwächst, wodurch es in eine geschützte, auch mit Härchen bewachsene Höhlung gerät.

Die Verzweigung der Rhizome von *Pteris aquilina* müssen wir uns also auf diese Weise vorstellen: der Rhizomscheitel verzweigt sich ursprünglich dichotomisch, bekommt jedoch alsbald die Form eines Dichopodiums (scheinbaren Monopodiums). Diese Gabelung geschieht ungefähr bei jedem Blatte, welches oberhalb der Gabelung stehen soll, durch das Wachstum aber auf den Seitenzweig weggetragen wird. Ähnliche Verschiebung der Blätter auf die Gabeläste der Dichotomie kann man auch bei den langgestreckten Rhizomen von *Polypodium Dryopteris* und *P. Phegopteris* gut verfolgen, wo es besonders durch die herablaufenden Blattspuren gekennzeichnet wird.

Die Rhizome des gemeinen *Polypodium vulgare* (Fig. 165) sind, wie schon bemerkt wurde, dorsiventral mit zwei Reihen von Blättern an der Oberseite versehen, welche dann die hervortretenden Blattnarben hinterlassen. Sie verzweigen sich nur selten, was in der Weise erfolgt, dass an der Stelle, wo das Blatt stehen soll, eine Seitenknospe entsteht, welche selbst an der Basis das entwickelte Blatt trägt. Ob diese Knospe zum Blatt selbst oder zur Hauptachse adventiv ist, kann ich aus blos zwei beobachteten Fällen dieser Verzweigung nicht sicherstellen.

Die kurzen, dicken Wurzelstöcke der Gattung *Ophioglossum* habe ich niemals sich verzweigen gesehen. Dagegen habe ich bei *Botrychium matricariaefolium*, von dem ich Tausende von Individuen der Untersuchung unterzog, den Wurzelstock öfters durch typische Dichotomie verzweigt gefunden. Einen ähnlichen Fall stellt uns Fig. 170 dar, wo sich das mindestens 10jährige Rhizom bei *b* einmal teilt, bei der rechten Gabel erfolgt dann in *a* die zweite und in *c* die dritte Teilung. Bei *a* teilt sich sodann eine der Gabeln abermals in zwei gleiche Zweige. Wenn wir erwägen, dass das ganze Rhizom eigentlich aus einzelnen Gliedern zusammengesetzt

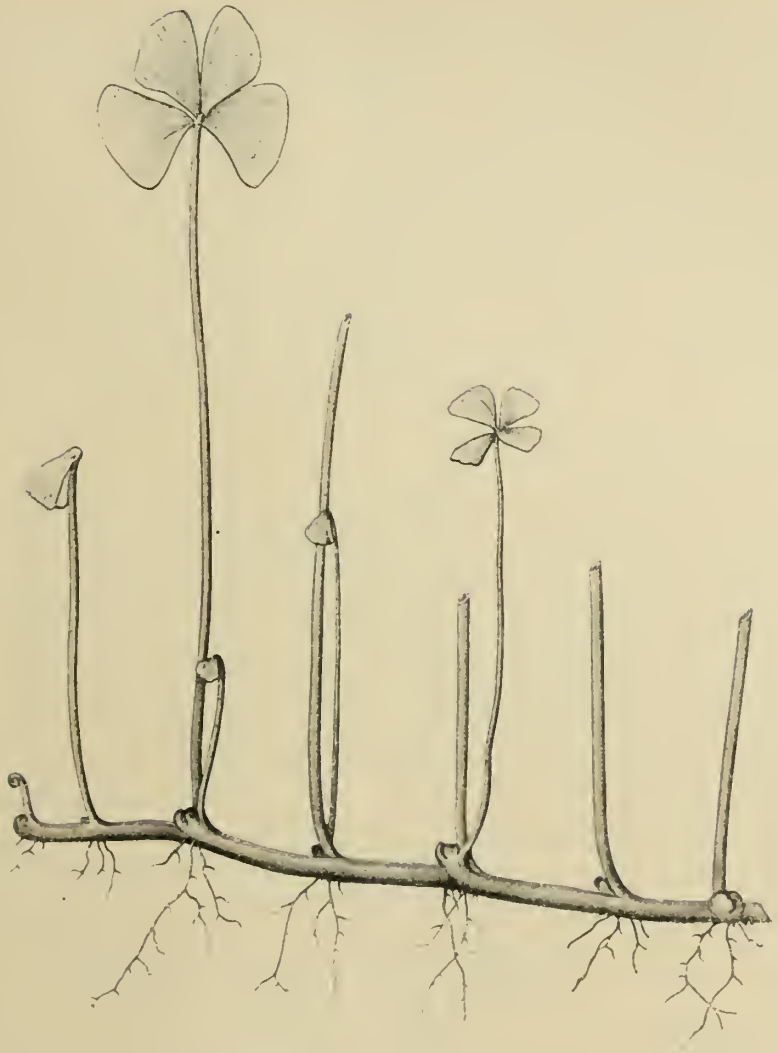


Fig. 171. **Marsilia quadrifolia.** Rhizom mit Seitenknospen. (Nach Velen.)

ist, welche sich aus den Blattbasen gebildet haben, so müssen wir uns die dichotomische Verzweigung in der ersten Jugend derart vorstellen, dass das jüngste Blatt sich in zwei kleine Höcker teilt, aus denen zwei Blätter entstehen, in deren Basen sich dann abermals einfache Blätter bilden, welche zwei Gabeln die Entstehung verleihen.

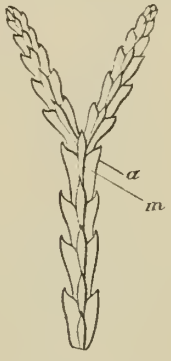
Die Gattungen *Pilularia* und *Marsilia* haben ganz gleiche Verzweigung. Die Rhizome sind fadenförmig, lang kriechend, mit Blättern an der Oberseite in zwei Reihen (Fig. 171, 139). Die Knospen entstehen nebenan unter der Blattinsertion, so dass das Blatt tatsächlich ober dem, von der Mutterachse und dem Zweige gebildeten Winkel steht. Die ersten 2—4 Blätter

des Zweiges tragen gewöhnlich keine Knospen, während die weiteren abermals Knospen entwickeln. Hier haben wir also ein scheinbares Monopodium mit Seitenzweigen oder Knospen und demnach wird die Lage der Angularblätter eingehalten, wodurch am besten bewiesen ist, dass dieses Monopodium nur ein scheinbares ist.

Die Verzweigung der beiden genannten Gattungen erinnert sehr an die Verzweigung der Gattung *Davallia*, wo die Verzweigung ebenfalls nur neben dem Blatte an der Hauptachse erfolgt und zwar häufig bei der Mehrzahl der Blätter an der Achse. Zu demselben Typus der Verzweigung scheinen auch die schon beschriebenen Rhizome von *Pteris aquilina* zu gehören, wo gleichfalls an vielen Achsen bei jedem Blatte die Verzweigung erfolgt, nur dass sich das Blatt der Hauptachse bis zu der Seitengabel verschiebt, wodurch, wie bereits bemerkt wurde, das Bild einer Adventivknospe an der Basis des Blattstiels entsteht.

Die Gattung *Azolla* (Taf. II) verzweigt sich durch typische Dichotomie, nur dass abwechselnd ein Zweig immer im Wachstum zurückbleibt und sich seitwärts drückt, etwa so, wie es bei *Lycopodium clavatum* geschieht. Die Blätter sind abwechselnd in zwei Reihen angeordnet. Ober jeder Gabel steht das Angularblatt (*a, b*), dessen häutiger Lappen sich allerdings nach unten umbiegt. Es pflegt gewöhnlich ein wenig tiefer unter die Gabel gerückt zu sein, was auch anderwärts häufig vorkommt. Unter jeder Gabel wächst eine wahre Wurzel, so dass wir auch darin den dichotomischen Typus der Lycopodien ersehen können. Die Wurzeln jedoch sind hier einfach.

Die Achsen der Gattung *Psilotum* sind unstreitig dichotomisch vielverzweigt und die Zweige entweder dreikantig mit dreireihigen Blättchen (*P. triquetrum*) oder bandförmig zusammengedrückt mit zweireihigen Blättchen (*P. flaccidum*). Dass die unterirdischen Wurzelstöcke dichotomisch geteilt sind, haben wir schon oben erwähnt.



Figur 172. Lycopodium complanatum, ein steriles Ästchen, mit gegenständigen Seitenblättern (a) und mit dem Angularblatt (m). (Original.)

Auch die Achsen der Gattung *Tmesipteris* sind, soweit ich es an getrocknetem Material zu beobachten vermochte, dichotomisch verzweigt, obgleich nicht so stark, wie bei der vorangehenden Gattung.

Die Achsen sämtlicher Arten der Gattung *Lycopodium* sind dichotomisch geteilt und zwar in der Weise, dass wir da eine typische Dichotomie und von dieser an alle Übergänge zum scheinbaren Monopodium vor uns haben. Die sterilen Zweige von *L. complanatum* (Fig. 172) sind z. B. typisch dichotomisch mit Angularblättern unter und ober der Dichotomie. Es sind hier nämlich die Blätter in 4 Reihen abwechselnd paarweise

Fig. 173. **Lycopodium clavatum.** Schema der Verzweigungsart eines kriechenden Stengels; a, b) Zuwächse von zwei Jahren. (Original.)

angeordnet; infolge dessen muss nicht nur ober der Dichotomie, sondern auch unter derselben ein Angularblatt zum Vorschein gelangen. Diese vierreihige Stellung übergeht häufig auf derselben Pflanze an den Hauptzweigen (so auch bei L. complanatum) in eine Spiralstellung. Bei *L. alpinum* ist

Fig. 174. **Lycopodium clavatum.** Schema der Verzweigungsart eines Basalzweiges; a, b, c) Zuwächse von drei Jahren. (Original.)

an den sterilen Zweigen die Stellung vierreihig, an den Blütenzweigen und an den Hauptzweigen aber spiralig. Bei den Arten, welche spiralige Anordnung der Blätter besitzen, konnte ich durchweg keine Angularblätter finden, nicht einmal bei denjenigen Arten, deren Stengel mit grossen Blättern (L. Phlegmaria, L. nummularifolium) locker besetzt sind. Ja bei den Arten mit gegenständigen Blättern verschwinden die Angularblätter, wenn die gegenständige Blattstellung in die spiralige übergeht.

Die Wurzeln wachsen stets in der Nähe der Dichotomie an der Unterseite, im Alter aber auch anderwärts aus den Hauptstengeln und sind dieselben ebenfalls auch durchweg dichotomisch verzweigt.

Auf dem abgebildeten *L. complanatum* ist gewiss eine unleugbare Dichotomie ersichtlich; man kann hier auch beobachten, wie an den Zweigen der vorjährigen Dichotomieen neue, heurige Dichotomieen entstehen.

Diese typische Dichotomie verwandelt sich öfters an einer und derselben Pflanze in ein Dichopodium, so insbesondere beim *L. complanatum* am Hauptstengel oder an den unterirdischen Ausläufern. Wie eine typische

Dichotomie sich in ein Dichopodium verwandelt, sehen wir schön an einem Zweige von *L. clavatum* (Fig. 173, 174), welcher an der Basis des Hauptstengels entspringt und ein beschränktes Wachstum besitzt. Man kann hier nicht nur an den vorjährigen Zweigen, sondern auch an den heurigen Zuwächsen die regelmässige Gabelungen gut verfolgen. Wenn wir jedoch den unbeschränkt wachsenden Hauptstengel und dessen heurige Zuwächse vergleichen, so sehen wir deutlich, dass der Charakter des Monopodiums dadurch entsteht, dass immer eine Gabel mehr wächst, oder sich mehr verzweigt als die andere. Die Seitenzweige des heurigen Zuwachses sind insgesamt scheinbar monopodial, aber schon im nächsten Jahre verraten sie ihren dichotomischen Typus, wie dies an den untersten Zweigen angedeutet ist.

Die früher beschriebene Art *L. inundatum* (Fig. 160) bildet eigentümliche Vermehrungs-Adventivknospen, welche Bruchmann zuerst

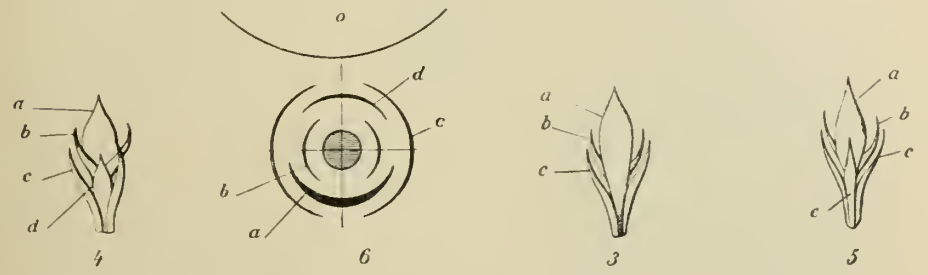


Fig. 175. **Lycopodium Selago.** Stabile Adventivknospen. 6) Diagramm zur Fig. 3. (Nach Velen.)

beschrieben hat.*) Diese Knospen kommen nur an den sterilen Gabeln ziemlich unregelmässig und unbestimmt, selten wo zu je zwei beiderseits zum Vorschein, wie Bruchmann behauptet. Sie entstehen zwischen den Blättern ohne alle Orientierung zu den letzteren. In der Jugend sind sie sehr klein, kugelig und in aufgedunsene, breite Schuppen eingehüllt (Fig. 160). Wenn die sie tragende, vom Vorjahre übrig gebliebene Achse abgefault ist, sind sie noch frisch und im Frühjahre beginnen sie zu neuem Leben zu erwachen. Sie wachsen bedeutend, entwickeln eine Menge neuer Blätter und treiben gleichzeitig eine starke Wurzel in die Erde (Fig. 160). So wächst ein ganzes neues Individuum dieses Jahres auf. Weil normalerweise aus dem vorjährigen Individuum immer nur zwei (S. 237) entstehen und weil auf geschlechtliche Art kaum irgendwo ein neues Individuum zur Entwickelung gelangt, so sind diese Knospen ein ausgiebiges Hilfsmittel zur Vermehrung der genannten Species.

Morphologisch muss man diese Knospen als aus der Achse herausgewachsene Adventivknospen ansehen, denn sie entstehen der Zeit und

*) Warum Bruchmann sie Pseudoadventivknospen nennt, weiss ich nicht

Fig. 176. Selaginella Wallichii. Dichopodial verzweigter Seitenzweig. (Orig.)

dem Orte nach unregelmässig ausserhalb der Tätigkeit des Achsengipfels.

Denselben Wert besitzen die morphologisch und biologisch interessanten Vermehrungsknospen der Gebirgsart *Lycopodium Selago*. Bezüglich derselben hat Hegelmaier angeführt, dass sie am Stengel an der Stelle des Blattes entstehen und dass das eigentliche Stützblatt erst nachträglich aus der Hauptachse auf die Knospe hinaufrückt. Diese durch und durch unrichtige Erklärung wird von allen Encyklopädieen und Monographieen angenommen.

Die erwähnten Knospen entstehen in der Regel an den fertilen Zweigen; an sterilen habe ich sie noch niemals gefunden. Ihre Entstehung erfolgt unregelmässig zwischen den Blättern an der Achse, indem sie die Ordnung der nächsten Parastichen stören. Wenn sie die Stelle der Blätter einnehmen würden, so würden sie wenigstens in der Jugend die Anordnung der Parastichen nicht stören. Sie sind aus zwei Teilen zusammengesetzt: aus der äusseren, sechsblätterigen harten Hülle, in welcher die eigentliche Knospe sitzt, die durch den Druck der holzigen Hüllschuppen frühzeitig sich herausdrückt, so dass wir an der Pflanze gewöhnlich nur die Hüllen ohne innere Knospen finden. Die Hülle selbst (Fig. 175) besteht aus einem äusseren Paare schmaler Blättchen (c), welche quer zur Achse (o) stehen. Hinter diesem Paar folgt deutlich ein zweites Paar (a, d), dessen äusserlich in der Mediane stehende Schuppe (a) bedeutend grösser und sackartig ausgehöhlt ist. Diese Schuppe soll das nachträglich zur Entwickelung gelangende Stützblatt sein! Wir sehen an der Mehrzahl der Knospen, dass diese Schuppe *a* an der unteren Partie von den Blättchen des Paares *c* umfasst ist. Hinter dem Paar *a, d* folgt dann noch ein drittes, abwechselndes Paar schmaler Blättchen *b*. In manchen Fällen geschieht es, dass statt des Blattpaares *c* sich drei gleiche (Fig. 175, 5) im Quirl entwickeln, wodurch dann die vermeintliche grosse Stützschuppe *a* überhaupt durch das Blättchen *e* vom Rücken her in der Mediane verdeckt ist. Aus diesen Tatsachen geht mit grösster Evidenz hervor, dass die obenerwähnte Erklärung

Hegelmaiers ganz und gar unrichtig ist. Auch Pritzel sagt unrichtig, dass die grosse Schuppe *a* dem ersten, in der Mediane stehenden Paare zugehöre.

Nach Pritzel kommen ähnliche Vermehrungsknospen auch bei den Arten *L. serratum*, *L. lucidulum*, *L. miniatum* und *L. reflexum* vor.

Figur 177. **Selaginella Apus**. Seitenzweige sind dichotomisch verzweigt, bei jeder Gabel treibt ein Wurzelträger und sitzt ein Angularblatt. (Original.)

Wie bei der vorangehenden Gattung, so gelangt auch bei der Gattung *Selaginella* (Fig. 177) durchweg Dichotomie zum Vorschein, welche jedoch häufig in ein scheinbares Monopodium (Dichopodium) sich verwandelt. Dort, wo die Blätter dorsiventral in 4 Reihen angeordnet sind, finden wir regelmässig über der Dichotomie ein Angularblatt. Ja auch bei der dichopodialen Art *S. Wallichii* (Fig. 176), wo Jedermann ein richtiges Monopodium zu sehen vermeinen könnte, steht durchweg das Angularblatt

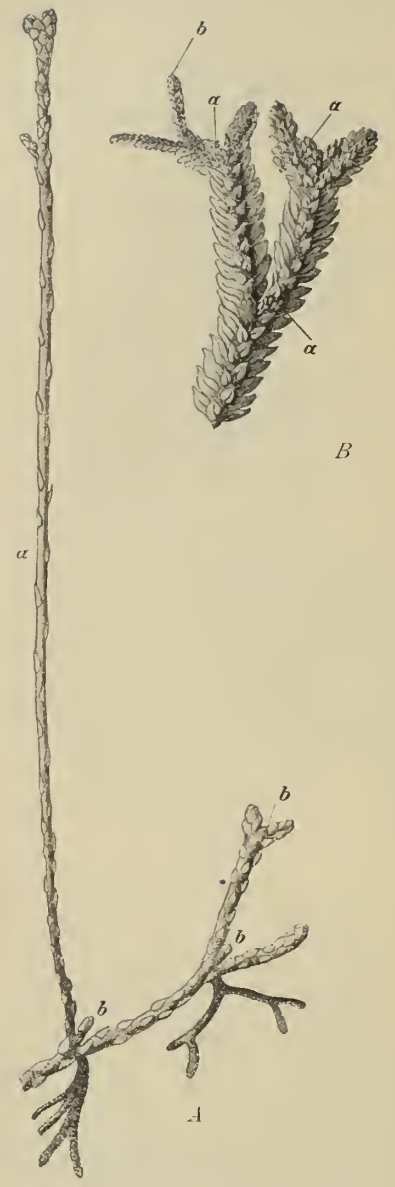


Fig. 178. Tetrachotomische Verzweigung. A) Rhizom von **Selaginella pubescens**, a) aufrechter Zweig, b) tetrachotomische Knospen. B) Beblätterte Äste von **Sel. Martensii**, a) tetrachotomische Knospen, b) Blüten. (Nach Velen.)

unter der Dichotomie. Diese Angularblätter sind sämtlich gleichmässig entwickelt, während die anderen Blätter ungleichseitig sind.

Auch bei den Selaginellen mit dorsiventralen Zweigen, welche die Blätter in 4 Reihen tragen, stehen sie an den Hauptstengeln radial und sind alle gleich gestaltet, besonders bei Arten mit aufrechtem, starkem Stengel, auf welchem dann die seitlichen flachen Zweige gefiederte Blätter nachahmen.

Bei einigen Arten *(S. tuberosa)* sind die unterirdischen Rhizome in Absätzen zu Knollen verdickt, welche offenbar der vegetativen Vermehrung dienlich sind.

Wurzeln auf den Stengeln erscheinen bei der Gattung *Selaginella* nicht, sondern durchweg nur lange Wurzelträger, welche in die Erde eindringen und erst hier echte Wurzeln treiben. Die Wurzelträger wachsen allerwärts exogen ober dem Angularblatt und zwar nur auf den Hauptstengeln.

Eine charakteristische Erscheinung für die Gattung *Selaginella* ist ferner die von mir im Jahre 1892 entdeckte Tetrachotomie (Fig. 178). Sie kommt vielleicht bei allen Arten mit starken, aufrechten, Angularblätter und Gabelzweige besitzenden Stengeln vor und wenn sie da nicht normalerweise vorhanden ist, so kann man sie künstlich hervorrufen, wenn wir den Stengel ober der unteren Partie abschneiden, denn in diesem Falle beginnen tetrachotomische Zweige sofort dort aufzuwachsen, wo die untersten Seitenzweige stehen oder standen.

Dort, wo sich die Hauptstengel verteilen, erscheint nämlich in der zur Ebene, welche die Hauptachse und den Zweig verbindet, senkrecht stehenden Ebene ein neuer Zweig und zwar in derselben Höhe, wie die Hauptachse und der alte Zweig. Am häufigsten pflegt nur ein einziger vor-

handen zu sein, aber nicht selten wachsen auch zwei einander gegenüber stehende und gleich grosse auf, so dass wir dann aus einer Stelle vier Zweige entstehen sehen (daher die Bezeichnung »Tetrachotomie«). Einer von ihnen fällt hiebei hinter das Angularblatt auf dieselbe Stelle, wo gewöhnlich der Wurzelträger herauswächst. Und tatsächlich bildet sich auch dann, wenn zwei tetrachotomische Zweige entwickelt sind, niemals ein Wurzelträger, woraus erhellt, dass der Letztere nur ein Achsengebilde ist.

Diese Verzweigungsart kommt sonst nirgendwo im Pflanzenreiche vor und wird auch in der Literatur nirgends beschrieben.*) In biologischer Beziehung erinnern die tetrachotomischen Zweige an die accessorischen Knospen der Phanerogamen.

Ich habe auch an den dichotomischen Zweigen der Art *S. Martensii* (Fig. 178) beobachtet, dass zwischen den Gabeln der letzten dorsiventralen Zweige an kurzen, dünnen Stielchen kleine tetrachotomische, leicht abfallbare Vegetativknospen hervorkamen. Manchmal teilen sie sich noch unmittelbar über der Basis abermals in zwei neue, ganz kurz gestielte Knospen und zwar in der zur ersten Dichotomie (!) parallelen Ebene. Ich glaube, dass man in diesen Knospen vegetative Vermehrungsknospen von derselben Art, wie bei *Lycopodium Selago* zu erblicken hat.

Sehr interessante und belehrende Verhältnisse findet man in dieser Beziehung bei den einjährigen Selaginellen *S. pumila* Spring. (Südafrika) und *S. Preissiana* Spring. (Australien), welche ich Gelegenheit hatte zu untersuchen. Beide Arten (sowie vielleicht die einjährige S. bryoides Kaulf.) sind höchst einfach gebaut, der einfache gerade Stengel setzt unter den Keimblättern in einem langen Hypokotyl fort. Dort, wo das Hypokotyl aus der Makrospore hervortritt, entspringen 1—2 dünne Wurzeln endogener Weise wie bei *S. Apus*.

Wenn man ein solches einfaches Pflänzchen von *S. pumila* beobachtet, welches nach dem Keimblattpaare abwechselnde Blätter und eine endständige einfache Fruchtähre besitzt, so sieht man nach einer Dichotomie keine Spur, obzwar alle übrigen Selaginellen nach dem Keimtypus der *S. Apus* gleich oberhalb der Keimblätter sich dichotomisch verzweigen. Nach diesem Sachverhalt müsste die *S. pumila* und *S. Preissiana* eine sonderbare Ausnahme bilden.

Trotzdem aber lassen sich auch diese beiden Arten auf den normalen Keimtypus der übrigen Selaginellen zurückführen. Bei *S. pumila* finden wir nämlich zwischen den beiden Keimblättern seitlich eine kleine Knospe, welche sich seltener in einen Zweig verlängert. Dann treibt der Stengel gleich nebenan noch einen Wurzelträger (Fig. 179). Im Falle, dass sich kein Seitenzweig entwickelte, fand ich auch an scheinbar einfachem

*) Nur Hieronymus bemerkt (in Englers Fam. S. 665), dass bei einigen Arten dem Wurzelträger gegenüber zwischen beiden Gabeln ein kriechendes Rhizom hervorwachse, was allerdings richtig, aber eine sehr gewöhnliche Erscheinung ist.

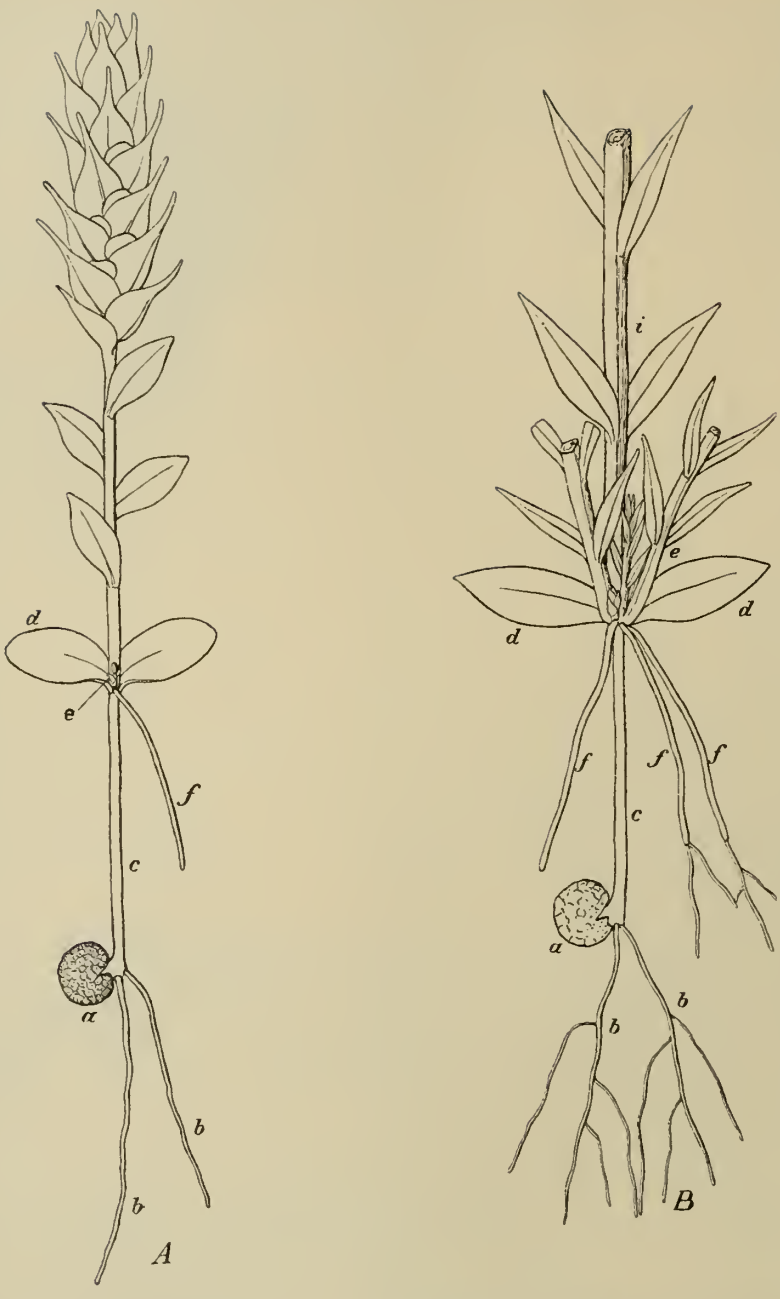


Fig. 179. A) **Selaginella pumila**. Ganzes einjähriges Pflänzchen, a) Makrospore, b) Wurzeln, c) Hypokotyl, d) Keimblätter, e) Seitenknospe, f) seitlicher Wurzelträger. B) **Selaginella Preissiana**. Unterer Teil der einjährigen Pflanze, Bezeichnung wie bei vor., nur gibt es hier mehrere Seitenzweige und Wurzelträger (e, f), i) Hauptstengel. (Original.)

Stengel regelmässig wenigstens einen Seitenhöcker zwischen den beiden Keimblättern — jedoch nur auf einer Seite des Stengels.

Bei *S. Preissiana* (Fig. 179) finden wir selten einfache Pflänzchen, denn der Hauptstengel trägt fast durchweg am Grunde bei dem Keimblattpaare noch einen anderen oder sogar mehrere Stengel und unter denselben einige Wurzelträger, wodurch ein ganzer mehrstengeliger rasiger Stock entsteht. Wie soll man diese sonderbaren Verhältnisse verstehen?

Die Verzweigung geschieht hier auf dieselbe Weise, wie bei der *S. pumila*. Es entspringt ebenfalls zwischen den Keimblättern eine Seitenknospe, welche sich aber in einen anderen fruchtenden Stengel verlängert, welchem unten ein anderer Wurzelträger entspricht, so dass es den Anschein hat, als wären hier zwei gleiche Pflänzchen in dem dem Keimblattpaare gegenüberstehenden Punkte verwachsen. Diese Verzweigungsart geht aber noch weiter, so dass wir endlich mehrere fruchtende Stengel und unten mehrere Wurzelträger vorfinden.

In dem Falle, wo sich bei den genannten Selaginellen nur ein Seitenstengel und nur ein Nebenwurzelträger entwickelt, haben wir im Prinzipe dieselbe Dichotomie wie bei dem Keimtypus der *S. Apus*. Bei *S. Apus* verzweigt sich der Stengel oberhalb der Keimblätter in zwei gleiche Gabeläste, während bei der *S. pumila* und *S. Preissiana* entwickelt sich stark nur ein Gabelzweig in Form eines scheinbar einfachen aufrechten Fruchtstengels. Der zweite Gabelzweig verkümmert oder wächst erst später in einen anderen Stengel. Aus dieser Ursache finden wir nie auf beiden Seiten, sondern nur auf einer Seite des Keimblattpaares die Seitenknospe.

Weil nun weiter nach dem Gesetze der Tetrachotomie zwischen die beiden Stengel noch ein Wurzelträger und ein weiterer Gabelzweig entstehen kann, so kann man leicht einen Stock mit zwei Seitenstengeln und einem Wurzelträger vorfinden. Wenn wir weiter beachten, dass sich jeder Seitenstengel sofort an der Basis weiter tetrachotomisch verzweigen kann, so erklärt sich dann der eigentümliche Fall, in welchem der ganze Stock zahlreiche Stengel und mehrere Wurzelträger besitzt, die aber sämtlich am Grunde verbunden sind. Einen solchen Fall stellt uns eben die *S. Preissiana* Fig. 179 dar.

Bei *S. Preissiana* stehen die Blätter am Stengel gegenständig und die Stengel bleiben einfach, während bei der *S. pumila* sich der Stengel nicht selten beträchtlich verlängert und sich dann auch dichotomisch verzweigt.

Eine grosse Anzahl und vielleicht die Mehrzahl der Selaginellen vermehrt sich wohl geschlechtlich durch Sporen, weil diese Pflanzen nicht von langer Dauer und nicht mit solchen ungeschlechtlichen Vermehrungsmitteln versorgt sind wie die Farne, Bärlappen und Schachtelhalme. *S. selaginoides* vermehrt sich, nach allem zu schliessen, nur durch Sporen; dasselbe ist nach Hieronymus der Fall bei der zarten *S. pumila* vom

Kap, welche gar nur einjährig ist. Manche vermehren sich stark dadurch, dass der Hauptstengel weithin kriecht und mit Hilfe der Wurzelträger wurzelt. Ja, manche treiben aus der Basis oder aus dem Ende der Hauptstengel eigenartige Rhizome, welche am Ende wurzeln und zu neuen Pflanzen aufwachsen. So treiben aus dem Rhizome der *S. Hänkeana* Spring. (Chili) fadendünne, kleinschuppige, sehr lange Ausläufer, welche das Substrat in allen Richtungen durchkriechen. Viele Selaginellen sind leicht brüchig und aus jedem, vom Wasser weggeschwemmten Stückchen kann abermals ein neues Pflänzchen aufkommen.

S. bulbifera bildet am Ende der Blüte (manchmal auch der sterilen Zweige) verdickte Zwiebelchen, welche abfallen und zu neuen Pflanzen aufkeimen.

Von allen Gefässkryptogamen unterscheidet sich durch ihre Verzweigung die Gattung *Equisetum*. Alle Zweige wachsen hier monopodial

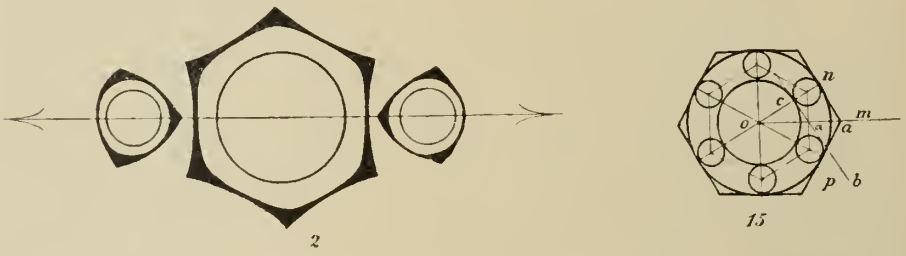


Fig. 180. Equisetum arvense. 2. Orientation der zwei gegenständigen Zweige am Rhizome, 15) Diagramm des oberirdischen, verzweigten Stengels. (Nach Velen.)

unter dem Wachstumsscheitel der Hauptachse und zwar in Quirlen. Die Seitenzweige fallen genau zwischen zwei in eine Scheide verwachsene Blätter und weil sie durch diese Scheide eng umfasst sind, reissen sie an der Basis die Scheide durch, indem sie so herauskommen, was eine bei den Phanerogamen ziemlich häufige Erscheinung ist. Die unterirdischen Wurzelstöcke bilden, wie schon bemerkt worden ist, keine ganzen Zweigquirle, sondern oft nur einen Zweig oder auch 2 bis 3 solche Zweige. Wenn zwei vorhanden sind, so stellen sie sich gegen einander in den Durchmesser der Hauptachse und sind dann mit einer Schuppe adossiert (Fig. 180). Die Wurzelstöcke der terrestren Arten der Schachtelhalme sind mit Wurzelhaaren bewachsen, welche jedoch in Sümpfen und im Wasser verschwinden.

Die Adventivwurzeln an den Wurzelstöcken kommen im Quirl unter der Scheide und immer zwischen zwei Rippen oder Blättern, oder wenn der Seitenzweig entwickelt ist, unter den Zweigen hervor. Die Wurzeln sind mit Haaren besetzt und verzweigen sich unregelmässig.

Wenn wir die Verzweigung des Schachtelhalms auf eine andere Verzweigung z. B. jene der Gattung *Marsilia* zurückführen wollten, so müsste

das Blatt über dem vom Zweige und der Hauptachse gebildeten Winkel, also z. B. in der Fig. 180, in die Gerade *c*, *b* fallen, wenn wir den Zweig *n* in Betracht ziehen. Es würden also die Blätter im Quirl in der Nähe des Zweigs und neben demselben stehen; weil aber, wie überall auch anderwärts im Pflanzenreiche die Organe der Pflanzen in die günstigste Stellung zu gelangen trachten, so verschiebt sich das Blatt *m* aus der Geraden *c*, *b* in die Gerade *o*, *a*, indem es auf diese Weise um den Winkel α abweicht.

Es ist folglich kein Zweifel, dass bei der Gattung *Equisetum* (und ebenso auch bei der ganzen Gruppe der Equisetineen) die Hauptachse sich monopodial verzweigt; trotzdem ist aber dieses Monopodium nicht identisch mit jenem der Phanerogamen. Vergleichen wir z. B. die Gattung *Hippuris*, wo wir beiläufig ähnliche Hauptachsen mit Blattquirlen haben. Hier teilen sich zwar auch Blätter und Seitenknospen (z. B. Blüten) als Seitenhöckerchen von dem terminalen Achsenscheitel ab, aber die Blüten- und Blatthöcker gehören zu einander; die Blüte fällt immer in die Blattachsel. Und so sind bei allen Phanerogamen die Seitenachsen mit den Seitenblättern im Zusammenhange, indem sie aus deren Achseln hervorkommen. Wir kennen im ganzen Reiche der Phanerogamen keine extraaxilläre Knospen.

Bei der Gattung *Equisetum* aber ist die seitliche Knospe von dem Blatte ebenso unabhängig wie bei allen Gefässkryptogamen, und wenn wir uns die ursprüngliche Lage der Blätter des Schachtelhalmes nach dem Diagramme Fig. 180 vor Augen halten, so gelangen wir zu der Erkenntnis, dass das Monopodium der Schachtelhalme eigentlich nur eine Modifikation der dichotomischen Verzweigung der übrigen Gefässkryptogamen ist.

Die Gattung *Salvinia* ähnelt, was die Verzweigung anbelangt, der Gattung *Equisetum*, weist aber dennoch gewisse Unterschiede auf. Schon die ersten Blätter an der keimenden Pflanze stehen nicht in Quirlen, sondern abwechselnd. Die Seitenzweige wachsen zwischen einem flachen und einem Wurzelbatt und zwar derart, dass sie einmal in einem Quirl rechts und im nachfolgenden Quirl links stehen, so dass nur ein Seitenzweig entsteht. Manchmal geschieht es, dass zwischen dem Zweige und dem flachen Blatte noch ein anderer Zweig entspringt, was allerdings bei den Schachtelhalmen niemals vorkommt.

Der Verzweigungsart der Gattung *Salvinia* entspricht in jeder Beziehung die Verzweigung der Gattung *Sphenophyllum*, wo ebenfalls die Seitenzweige am Stengel nur einzeln (höchstens zu 2) in jedem Quirle hervorkommen.

Aus den verschiedenen Verzweigungsarten bei sämtlichen Gefässkryptogamen sehen wir, dass alle Gefässkryptogamen sich nach dem dichotomischen Typus ohne alle Orientierung zu den Blättern verzweigen und dass sie durch dieses morphologische Kennzeichen sich von allen Phanerogamen überhaupt unterscheiden. Im zweiten Teile unseres Werkes werden wir kennen

lernen, dass auch die Cycadeen sich nach dem Typus der Dicotylen und Koniferen verzweigen, obgleich sie so grosse Beziehungen zu den Gefässkryptogamen zeigen. Durch diesen Umstand wird auch unsere Ansicht bestätigt, dass die Cycadeen ebenso wie die übrigen Gymnospermen sich aus uns unbekannten Formen parallel neben den Gefässkryptogamen entwickelt haben. Die ausnahmslose Gesetzmässigkeit der Verzweigung bei den Phanerogamen ist eines der hauptsächlichsten Merkmale dieser grossen Gruppe im Pflanzenreiche; deshalb ist es unmöglich, dass sich die Phanerogamen durch dieses Merkmal von den Gefässkryptogamen unterscheiden könnten, wenn sie mit denselben in einem Evolutionszusammenhange wären. Die Vorfahren der Phanerogamen, namentlich der Gymnospermen, mussten den Gefässkryptogamen ähnliche Pflanzen gewesen sein, was aus dem Zusammenhange der Embryonalentwickelung mit dem Kopulationsprozesse hervorgeht; aber sie hatten gewiss eine durchweg monopodiale Verzweigung mit Blattorientierung. Es waren dies Pflanzenformen, welche in den niedrigeren Stufen an die jetzt lebenden Laubmoose erinnerten.

f) Die Wurzeln der Gefässkryptogamen.

Alle Gefässkryptogamen besitzen wahre Wurzeln im Sinne der Phanerogamen. Sie sind mit Gefässbündeln und an der Spitze mit einer Wurzelhaube versehen; an der Oberfläche zeigen sie zumeist reichliche Wurzelhaare. Sie wachsen fast durchweg durch eine einzige Scheitelzelle. Die erste Hauptwurzel, welche sich an dem Embryo entwickelt, verschwindet in der Regel bald und an deren Stelle wachsen sofort aus der Achse Adventivwurzeln, so dass alle Wurzeln, welche wir bei den Gefässkryptogamen an der entwickelten Pflanze finden, adventiven Ursprungs sind. Sie wachsen aus der Achse fast ausnahmslos endogen.

Die Wurzeln der Farne wachsen aus dem Stamme gewöhnlich unter der Basis des Blattstiels einzeln oder in verschiedener Anzahl. Bei einigen Arten der Farne soll angeblich diese Zahl bestimmt und stabil sein. An den verlängerten Rhizomen aber wachsen die Wurzeln gewöhnlich sehr reichlich und ohne alle Regelmässigkeit. Die epiphytischen und baumartigen Farne pflegen an den Wurzeln einen dichten Pelz brauner Härchen zu haben, welche zur Erhaltung der Feuchte dienen. Bei den Gattungen *Marsilia* und *Pilularia* entwickeln sich die Wurzeln unter dem Rhizom dort, wo sich dieses verzweigt und wo oben das Blatt angesetzt ist. Die Gattung *Salvinia* hat, wie schon oben bemerkt worden ist, das ganze Leben über keine Wurzeln. Auch viele Arten der Gattungen *Hymenophyllum* und *Trichomanes* entwickeln niemals Wurzeln. Es sind dies sämtlich kleine Formen, deren dünne, verzweigte Rhizome im Humus oder an Baumrinden kriechen und mit saugendem Haarfilz bedeckt sind. Einige Arten treiben gar verzweigte blattlose, mit Haarfilz versehene und sonach echte Wurzeln nachahmende Rhizome.

Bei der Gattung *Azolla* wachsen blos einfache und einzelne Wurzeln unter der Dichotomie und zwar bei einigen Arten unter jeder Dichotomie, bei anderen blos unter einigen. Bei der Art *A. nilotica* wächst aus einem Punkte ein ganzes Bündel einfacher Wurzeln, welche wie die einfachen Wurzeln anderer Arten an der Basis von einer Scheide umfasst sind, die in der Jugend auch die eine schwache, einfache Wurzelhaube tragende Wurzelspitze bedeckt und ursprünglich aus dem Stammgewebe sich entwickelt. Diesem nach erinnern die Wurzeln der Gattung *Azolla* sehr an die Wurzeln der Gattung *Lemna*. *A. nilotica* ist auch die grösste Art in dieser Gattung, welche bis 10 cm Länge erreicht.

Bemerkenswert sind die Wurzeln in der Familie der *Ophioglossaceen*, deren eingehendenes Studium noch zu wünschen wäre. Die Wurzeln der Gattungen *Botrychium* und *Ophioglossum* sind sehr lang, dünn und ganz kahl, in der Regel nur einzelnweise unter der Blattstielinsertion hervorwachsend. Sie bleiben entweder überhaupt einfach oder verzweigen sich hie und da dichotomisch, was auch der dichotomischen Teilung der Rhizome und Blätter entspricht! Nur *Helminthostachys* soll eine monopodiale Verzweigung der Wurzeln haben, obzwar angeblich die Seitenwurzeln bald verschwinden.

Die Wurzeln der Farne sind im Ganzen dünn, schwach und monopodial verzweigt. Es scheint manchmal, als ob sie aus den Blattstielbasen herauswachsen würden, was davon herrührt, dass bei vielen Farnen die ganze Achse eigentlich von den herablaufenden Blattbasen bedeckt ist.

Bei den Gattungen *Angiopteris* und *Helminthostachys* wurde auch die Eigentümlichkeit beobachtet, dass die Terminalzelle an der Wurzel plötzlich abstirbt und an deren Stelle aus einer der Seitenzellen eine Terminalzelle sich bildet, worauf die Wurzel mittelst dieser Zelle weiterwächst. Hieraus ist auch zu ersehen, wie wenig die Morphologie auf die Art und Weise des Terminalwachstums zu geben braucht.

Die Wurzeln einiger Farne können sich am Ende in eine Laubknospe und diese in eine neue Pflanze verwandeln; es erfolgt hier also eine direkte Umwandlung der Wurzel in eine Achse — eine Erscheinung, welche ganz vereinzelt auch bei den Phanerogamen (z. B. bei *Neottia*) dasteht. Unserer Meinung nach hat man in diesen Laubknospen blos eine gewisse Kategorie von Adventivknospen zu erblicken, denn wenn sich die Spitze des Farnblattes direkt in eine Adventivknospe verwandeln kann, so kann es uns nicht befremden, wenn sich auch die Wurzelspitze in eine solche Knospe umwandelt. Die Adventivknospen bilden sich überall und unter allen Umständen. Wir werden uns weiter unten noch eingehender mit ihnen befassen.

Es sind das einige Arten der Gattung *Platycerium*, dann *Asplenium esculentum* und die Gattung *Ophioglossum*, welche an den Wurzeln Adventivknospen tragen. Bei den zwei Erstgenannten verwandelt sich einfach die vegetative Wurzelspitze in einen vegetativen Achsenscheitel dadurch, dass

die Terminalzelle aufhört Wurzelhaubenzellen zu segmentieren. Unter dem Scheitel entstehen Blattsegmente und bald legen sich unter der jungen Knospe Wurzeln an. Bei *Asplenium esculentum* bilden sich die Knospen an den Spitzen der Haupt- und Seitenwurzeln (Lachmann, Rostowcew). Die Vermehrung auf diese vegetative Weise bei der genannten Art ist wichtig, weil die Pflanze hier nur selten Sporen entwickelt.

Von dem gemeinen *Ophioglossum vulgatum* ist es schon längst bekannt, dass es sich hauptsächlich nur vegetativ durch Adventivknospen vermehrt, welche sich an den unterirdischen Wurzeln bilden. Deshalb liebt es diese Art in zahlreichen Kolonieen beisammen zu wachsen. Allem nach kommt es hier nur selten zur Entwickelung von Prothallien und noch seltener zur Produzierung geschlechtlicher Pflänzchen.

Hier entsteht nach Rostowcew die Laubknospe nicht direkt aus der terminalen Wurzelzelle, sondern aus einer anderen Wurzelnebenzelle. Die Laubknospe ist in der Jugend von einer, aus dem Rindengewebe der Wurzel gebildeten Scheide umhüllt, welche von dem ersten Blatt durchgerissen wird.*) Die Wurzel, aus der sich die Adventivknospe entwickelt hat, wächst in der alten Richtung weiter, so dass die Knospe sich als ein Seitenorgan herausstellt. Stenzel hat auch beobachtet, dass die Wurzelspitze selbst sich manchmal direkt in eine Knospe verwandelt.

Ob sich Adventivknospen ebenfalls an den Wurzeln der Gattung *Botrychium* bilden, ist nicht genügend sichergestellt, aber es ist sehr wahrscheinlich.

Die Wurzeln der Gattung *Lycopodium* entstehen durchweg an der Achse endogen und verzweigen sich wie bei den anderen Lycopodineen dichotomisch. Wie die Achse wachsen sie an der Spitze durch eine ganze Gruppe von Zellen. Die Wurzeln der epiphytischen Arten bilden an Baumrinden ein ganzes, äusserlich mit zahlreichen Wurzelhaaren bedecktes Geflecht, worin sich die Dammerde verfängt und die Feuchtigkeit erhält.

Dass die Gattungen *Tmesipteris* und *Psilotum* keine Wurzeln haben und dass deren Funktion von den mit Wurzelhaaren bewachsenen Rhizomen ausgeübt wird, haben wir schon oben (S. 236) gesagt.

Ein bemerkenswertes, anscheinend wurzelartiges Gebilde sind die sogenannten Wurzelträger der Gattung *Selaginella*. Ich habe mich mit diesen Organen selbst beschäftigt und kann daher meine Ansichten über deren Bedeutung aussprechen. In der Regel wächst hier ober dem Angularblatt an der Unterseite der Dichotomie ein glattes, wurzelähnliches Gebilde, welches wie eine Wurzel sich der Erde geotropisch zuwendet. Besonders reichlich erscheinen diese Gebilde bei Arten mit kriechenden oder aufsteigenden Stengeln. Sie wachsen an der Achse immer exogen und verzweigen sich auch manchmal am Ende dichotomisch. Wenn sie mit einem

*) Die Bedeutung dieser Scheide sollte noch sorgfältig in der Richtung erforscht werden, ob sie nicht identisch ist mit der Scheide, welche jede junge Knospe des sich normal entwickelnden Ophioglossums umgibt.

feuchten Gegenstande in Berührung kommen, so treiben sie an der Berührungsstelle sofort zahlreiche Wurzelhaare. Wenn sie aber in die Erde kommen, wohin sie alle zu gelangen bestrebt sind, so treiben sie aus der Spitze endogen echte, mit Wurzelhaaren und einer Wurzelhaube versehene Wurzeln. Sie selbst sind stets ohne Wurzelhaube. Manchmal erscheint an der gegenüberliegenden Stelle oberhalb der Dichotomie ein zweiter Wurzelträger, welcher sich jedoch nur selten so stark wie der untere entwickelt.

Weil die Wurzelträger unterhalb der Dichotomie hervorkommen, so wird ihre Ähnlichkeit mit den Wurzeln desto grösser, denn hier wachsen bei den Gefässkryptogamen die Wurzeln gewöhnlich heraus. Als echte Wurzeln ohne Wurzelhauben wurden sie auch von einigen Autoren (Van Tieghem, Douliot, Reinke, Sarauw) angesehen, indem sie sagen, dass es keine Eigentümlichkeit sei, wenn die echte Wurzel keine Wurzelhaube hat, weil auch von anderwärts Belege für haubenlose Wurzeln bekannt sind.

Andere Autoren aber (z. B. Nägeli, Leitgeb, Pfeffer, Bruchmann, Treub) sehen die Wurzelträger als Achsengebilde an und zwar Jeder von ihnen aus verschiedenen Gründen. So wurde gefunden, dass ihre anatomische Zusammensetzung eher der Anatomie der Achse als jener der Wurzel entspricht. Pfeffer hat beobachtet, dass der Wurzelträger manchmal am Ende Blätter wie die Achse trägt. Den bemerkenswertesten Beitrag zu der Achsennatur der Wurzelträger hat aber neuestens Goebel geliefert, indem er darauf aufmerksam machte, dass, wenn man beide Achsengabeln oberhalb der Dichotomie abschneidet, die Wurzelträger sich direkt in einen beblätterten Zweig verwandeln. Einige führen jedoch an, dass an der Achse auch wahre, mit Wurzelhauben versehene Wurzeln wachsen können (Vojinović, Nägeli, Leitgeb); allein das wird wohl nur auf einem Irrtum beruhen, wie Bruchmann richtig bemerkt hat und was ich selbst bestätigen kann, denn, wenn der kriechende Stengel der Selaginella knapp ober der Erde sich befindet, so bildet sich (wie natürlich) kein langer, sondern nur ein ganz kurzer Wurzelträger, welcher direkt sofort eine wahre Wurzel in die Erde treibt. Das kann auch durch einen Versuch verfolgt werden. Dass *S. helvetica* aus der Achse wahre Wurzeln treiben würde, habe ich bei dieser Art an reichlichem lebendem Material nirgends finden können.

Ausser dem ausgezeichneten Experimente Goebels*) sind aber auch andere Gründe vorhanden, welche zweifellos dafür Zeugnis ablegen, dass die Wurzelträger ein Achsenauswuchs sind. Die Wurzelträger sind nicht nur kahl, sondern häufig auch grün und reichlich Chlorophyll enthaltend, was man bei den Wurzeln der Selaginellen nirgends beobachten kann. Schon früher, bei der Verzweigung der Selaginellen haben wir gesagt, dass, wenn sich die Tetrachotomie ausbildet, ein Wurzelträger niemals zur Entwickelung gelangt. Die Zweige der Tetrachotomie stehen dort,

*) Goebel erklärt trotzdem die Wurzelträger als „Organe sui generis", d. h. als Organe, welche weder Achsen noch Wurzeln sind.

wo sonst der Wurzelträger zu sein pflegt. Und unser Experiment (S. 260) mit dem Abschneiden der Zweige und Hervorrufen der tetrachotomischen Zweige ist eigentlich identisch mit dem Experimente Goebels. Demnach sind alle Wurzelträger der Selaginellen umgewandelte tetrachotomische Zweige!

Bei der Art *S. selaginoides* wachsen die Wurzeln oder Wurzelträger nicht aus den Achsen oder Zweigen; hier verharrt die ganze Lebensdauer der Pflanze über der hypokotyle Teil im Zustande eines steifen Ansatzes, welcher die Pflanze an einem Ende trägt und am anderen, in der Erde verdickten Ende endogen (!) wahre Wurzeln treibt. Hier fungiert also das Hypokotyl als Achsenteil selbst in derselben Weise, wie anderwärts der Wurzelträger. Ein derartiges Verhalten bei der Keimung sehen wir aber nicht blos bei dieser, von den übrigen Selaginellen so abweichender Art, sondern auch bei allen anderen mit Wurzelträgern versehenen Selaginellen. Ich selbst (Fig. 2, Taf. II.) habe bei *S. Apus* ganz gut beobachten können, dass die wahre Wurzel *b* aus dem Hypokotyl an der Stelle *k* endogen herauswächst, so dass es in der Wesenheit dieselbe Erscheinung ist, wie bei *S. selaginoides*. Bruchmann hat dasselbe Faktum auch bei den Arten *S. helvetica, Martensii, Ludoviciana* und *Kraussiana* konstatiert.

Die wahren, aus Wurzelträgern ausgewachsenen Wurzeln verzweigen sich dichotomisch und zwar (in gleicher Weise wie die Wurzelträger) derart, dass die Ebene jeder folgenden Dichotomie zu der vorangehenden senkrecht steht. Die Scheitelzelle der Wurzel ist einfach, wenn auch die Achse mittelst einer einfachen Terminalzelle — oder sie besteht aus einer ganzen Zellengruppe, wenn die Achse mittelst einer Gruppe von Terminalzellen wächst.

Die Wurzeln der Gattung *Isoëtes* wachsen, wie schon auseinandergesetzt wurde, reichlich aus zwei Einschnitten am Stamme der Pflanze. Sie verzweigen sich gewöhnlich viermal dichotomisch und wachsen mittelst einer ganzen Gruppe von Scheitelzellen nach. Sie haben in jeder Beziehung die Natur wahrer Wurzeln.

Von den Wurzeln der Gattung *Equisetum* geschah oben auch schon Erwähnung. Sie erscheinen in der Regel nur an den unterirdischen Achsenteilen, und zwar nur an den Noden unter den Seitenknospen; in morphologischer und anatomischer Beziehung sind es wahre Wurzeln. Sie verzweigen sich monopodial und wachsen — wie die Achse — durch eine einzige Terminalzelle weiter.

i) Die Adventivknospen der Gefässkryptogamen.

Dieselbe Gegenseitigkeit zwischen der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung, welche wir bei den Museineen beobachtet haben und welche auch bei den Phanerogamen Geltung hat, lässt sich bei den Gefässkryptogamen überall verfolgen. Wir haben schon an verschiedenen Stellen davon Erwähnung getan, dass viele Farne, Selaginellen etc.

sich durch weithin kriechende Rhizome oder abbrechende und abfallende Zweige und Knospen vegetativ vermehren; wir haben auch kennen gelernt, dass schon das Prothalliumstadium sich ausgiebig vegetativ vermehren kann, aber eine viel verbreitetere Art der vegetativen Vermehrung sind die Adventivknospen, welche bei vielen Arten wo immer an den Blättern herauswachsen und für gewisse Arten wenigstens in manchen Gegenden eine unerlässliche Lebensbedingung sind.

Bei den Farnen sind die Adventivknospen sehr verbreitet. Sie zeigen sich an den Blattstielen *(Aspidium Filix mas)* oder auch an der Spreite und zwar bald an der oberen *(Diplazium celtidifolium, Asplenium*

Fig. 181. **Asplenium bulbiferum.** Blattfieder mit Adventivknospen. (Nach Heinricher.)

viviparum), bald an der unteren Seite (*Asplenium bulbiferum*, Fig. 181) derselben. An der Spreite erscheinen sie regelmässig an den Adern und zwar immer an bestimmten Stellen, bei *Asplenium viviparum* z. B. stets in der Nähe des Endes der Hauptabschnitte. Auch die ausserhalb der Spreite wachsenden Adventivknospen halten genau bestimmte Stellen ein. So wächst bei *Pteris palmata* die Adventivknospe stets an der Basis der Spreite, dort, wo diese in den Blattstiel übergeht. *Ceratopteris* bildet die Adventivknospen stets in dem von zwei Blattfiedern gebildeten Winkel und zwar nicht nur an den Haupt-, sondern auch an den Nebenfiedern. Die Gartenform des gemeinen *Aspidium aculeatum* bildet 30—50 Adventivknospen an der Hauptrippe.

Bei einigen Farnarten ist das Auftreten von Adventivknospen die Regel, so z. B. bei den bereits genannten mit Ausnahme der letzten Art. Bei anderen bilden sich dieselben nur ausnahmsweise und nur unter beson-

deren Umständen. Solche ausserordentliche Adventivknospen wurden bereits bei fast allen Farnen konstatiert.

Sie legen sich aus einem oberflächlichen Gewebe exogen an, sind äusserlich von Spreuschuppen umhüllt und wenn sie die ersten Blätter gebildet haben, so fallen sie entweder direkt ab oder halten so lange aus, bis das Blatt, auf welchem sie sitzen, abstirbt. So kommen sie auf das Substrat, wo sie sich einwurzeln und zu einer neuen Pflanze aufwachsen. Hiebei gelangen viele, biologisch interessante Umstände zum Vorschein. So z. B. bildet in der Regel *Asplenium decussatum* Adventivknospen an der Basis der Hauptfiedern. Wenn sich die erste Wurzel entwickelt, so legt sich dieselbe in die Furche an der Rachis hinein und kriecht dort weiter. Weil an der Basis jeder Fieder eine Knospe sich bildet, so ist die ganze Rachis der Länge nach mit braunen Wurzeln angefüllt. Die Wurzeln finden hier offenbar genügende Feuchtigkeit und können sich deshalb stattlich entwickeln.

Die schon von Schkuhr beschriebenen Adventivknospen der nordamerikanischen *Cystopteris bulbifera* bilden sich an der Unterseite der Basis der Hauptfiedern bei der Rachis. Sie sind rund, erbsengross, äusserlich in zwei dicke, fleischige Schuppen eingezwängt, welche aus den ersten Blättern umgewandelt und der jungen Keimpflanze als Reserveorgane — auf die Art wie die Kotyledonen der Bohne — dienlich sind. Sie hängen mit dem Blatte nur durch einen ganz dünnen Blattstiel zusammen und fallen so zuletzt leicht ab, um auf der Erde im nächsten Jahre wie Samen aufzukeimen.

Ganz sonderbare Adventivknospen beschreibt Sadebeck bei dem afrikanischen Farne *Phegopteris sparsiflora*. Dieselben wachsen ebenfalls an den Seiten der Rachis und haben die Gestalt länglicher, 2—3 cm langer, walzenförmiger, fleischiger Körperchen, welche an der Oberfläche dicht mit schwarzbraunen Spreuschuppen bewachsen sind. Sie hängen blos mit einem unbedeutenden Stielchen mit dem Blatte zusammen und fallen dann leicht ab. Sie haben am Ende eine Scheitelzelle, welche später Blätter und zuletzt auch Wurzeln aus den Körperchen segmentiert. Nach dieser Beschreibung wären diese Körperchen beiläufig dasselbe, wie die Achsenträger der Gattung *Nephrolepis*, das heisst Achsengebilde, welche sich am Ende direkt in eine Blattknospe verwandeln können.

Eine sehr verbreitete Art von Adventivknospen ist diejenige, welche wir bei den Arten *Woodwardia radicans*, *Scolopendrium rhizophyllum*, *Aspidium Maximoviči* u. a. finden. Hier verlängert sich gewöhnlich das ganze Blatt in eine dünne, lange Spitze, welche sich allmählich bogenförmig bis zur Erde herabneigt. Sobald das Blatt die Erde berührt, erfolgt dessen Einwurzelung sofort mittelst der häufig schon an der Spitze entwickelten Adventivknospe. Auf diese Weise kann aus einem Stock im Verlaufe der Zeit eine ganze Kolonie entstehen.

Auch einige Arten der Gattung *Adiantum* bilden ähnliche Knospen an der Spitze der Blätter. So hat z. B. *A. dolabriforme* (Fig. 182) einfach

gefiederte Blätter mit kurzgestielten Blättchen. Manche enden mit einem Terminalblättchen, während sich bei anderen die Rachis bedeutend verlängert und an der Spitze in eine Knospe verwandelt, welche bei Berührung des Substrates sofort wurzelt. So wie Goebel bei der Art *A. Edgeworthii* habe auch ich bei meiner Art beobachtet, dass tatsächlich keineswegs unter der Spitze der Rachis, sondern deren Scheitel selbst sich in den Vegetationsgipfel der Adventivknospe verwandelt. Hier verwandelt sich also das Blatt direkt in eine Achse — ein, den schon früher erwähnten Fällen, wo die Wurzelspitze sich direkt in die Knospenachse umwandelt, analoger Fall.

Fig. 182. **Adiantum dolabriforme.** Blattrachis verlängert sich und wächst am Ende in eine Adventivknospe aus. (Original.)

Die Entwickelung der Adventivknospen an den Farnblättern hängt gewöhnlich mit der Sterilität des Farns zusammen. Es geschieht auch, dass die Sporangien, selbst wenn sie sich entwickeln, verkümmern und keine Sporen bilden. Dies habe ich selbst bei *Asplenium bulbiferum* und *A. viviparum* beobachtet. Bemerkenswert ist der Umstand, dass in kalten und gemässigten Gegenden nur selten Blattadventivknospen an den Farnen sich ausbilden, während sie in warmen Ländern eine sehr verbreitete Erscheinung sind. Diese Erscheinung kann wahrscheinlich durch das periodische Wachstum in kälteren Lagen erklärt werden.

Dass sich Adventivknospen an fleischigen Nebenblättern der Gattung *Angiopteris* bilden, wurde bereits erwähnt. Es scheint überhaupt, dass die in hohem Alter immer lebendigen Nebenblätter dieses Farns die Aufgabe haben, die Pflanze vegetativ zu vermehren.

Bemerkenswert ist, dass an den Blättern der Familie der *Ophioglossaceen* noch niemals Adventivknospen beobachtet worden sind, welche eher an

den Wurzeln entstehen. Auch an den Blättern der Gattungen *Marsilia* und *Pilularia* sind bisher Adventivknospen unbekannt. Die Arten dieser Gattungen aber fruktifizieren reichlich.

An den kleinen Blättern der Gattungen *Lycopodium* und *Selaginella* bilden sich allerdings keine Adventivknospen, dagegen aber kommt dies bei der erstgenannten Gattung häufig an den Achsen und bei der letztgenannten Gattung nicht nur an den Achsen, sondern auch an den Wurzeln vor.

3 Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gefässkryptogamen auf Grund morphologischer Erkenntnisse.

Wenn wir alle morphologischen Merkmale der Gefässkryptogamen zusammenfassen, so gelangen wir zu dem Schlusse, dass es notwendig ist, dieselben in drei Gruppen zu teilen.

I. *Filicinae.* Die gross dimensierten Blätter mit Blattstielen, flachen Spreiten und verzweigter Nervatur sind an der Achse spiralig angeordnet. Die Blätter sind in der Jugend spiralig eingerollt oder wenigstens hackenförmig eingebogen. Die Achsen verzweigen sich dichotomisch. Sie sind entweder isospor (Filices), oder heterospor (Hydropterides). Zu den letzteren können richtig blos die Gattungen *Pilularia* und *Marsilia* gezählt werden.

II. *Equisetinae.* Die kleinen, blattstiellosen, einnervigen Blätter sind in n3zählige Quirle gestellt. Zwischen ihnen wachsen die Zweige im Quirl monopodial. Die Sporophylle setzen eine Endblüte zusammen. Sie sind isospor (*Equisetaceae* mit der einzigen Gattung *Equisetum*), oder heterospor (*Calamariaceae*).

III. *Lycopodinae.* Die Blätter sind klein, schuppig, einnervig, in verschiedenartiger Ordnung an der Achse gestellt. Die Achsen und Wurzeln verzweigen sich dichotomisch. Die Sporophylle bilden eine Endblüte. Sie sind isospor (*Lycopodiaceae*, *Psilotaceae*) oder heterospor (*Selaginellaceae*, *Isoëtaceae*, *Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae*).

IV. *Sphenophyllinae.* Die Blätter sind ziemlich gross, mit geteilter Nervatur, an der Achse quirlig angeordnet, in der Jugend flach. Die Seitenzweige wachsen zwischen den Blättern monopodial, aber nur zu je 1—2 in jedem Quirl. Sie sind sämtlich heterospor. Hieher gehören die Gattungen: *Sphenophyllum* (incl. *Trizygia*), *Salvinia*.

Bevor wir über diese einzelnen Gruppen handeln werden, müssen wir auf einige Momente aufmerksam machen. So z. B. ist es auffallend, dass in den ersten 3 Gruppen iso- und heterospore Typen enthalten sind. Wir haben auseinandergesetzt, dass die Heterosporie ein unleugbarer Fortschritt zu einer höheren Organisation und insbesondere zu den Phanerogamen ist. Hieraus geht klar hervor, dass jede von den angeführten Gruppen uns einen selbständigen Typus vorstellt, welcher wahrscheinlich

in einer und derselben silurischen Periode (und vielleicht noch früher) aus den Wasseralgen sich zu entwickeln begann.

Alle die drei erstgenannten Gruppen waren wenigstens im Palaeozoicum in gleich mächtiger Entwickelung, was die Zahl der Gattungen und Arten betrifft. In der gegenwärtigen Zeit stellt die erste Gruppe den zahlreichsten und die zweite den ärmsten Typus dar.

Die drei ersten Gruppen erreichten einstmal in anatomischer Beziehung eine ungewöhnliche Vollkommenheit, so dass sie zu mächtigen, mit einem an die Gymnospermen erinnernden Gewebe versehenen Bäumen erwuchsen. In der ersten Gruppe waren es ausser den Baumfarnen die *Megaphyten* und *Psaronien,* in der zweiten die *Calamiten*, in der dritten die *Lepidodendren* und *Sigillarien.* Bemerkenswert ist, dass diese baumartigen, vollkommenen Typen auf der Erde sämtlich schon ausgestorben sind, woraus klar hervorgeht, dass die Abteilung der Gefässkryptogamen in ihrer Enthaltung der Vergangenheit angehört und dass sie in der Zukunft noch mehr der Dezimierung anheimfallen wird. Dies wird auch von palaeontologischen Tatsachen bestätigt. Die Lebensbedingungen, welche ihre Entwickelung auf der Erde unterstützten, sind von deren Oberfläche allmählich verschwunden.

Keine von den erwähnten Gruppen der Gefässkryptogamen schliesst sich durch ihre Merkmale an die Gymnospermen so an, dass wir daraus den Schluss ziehen könnten, als hätte sich irgend ein Zweig der Nacktsamigen direkt aus ihnen entwickelt. Im Gegenteil bestätigt es sowohl die Morphologie als auch die Palaeontologie übereinstimmend, dass die Gefässkryptogamen auf der Erde als selbständiger Typus (oder richtiger gesagt einige Typen nebeneinander) parallel neben den Gymnospermentypen zur Entwickelung gelangt sind. Wir sagen »Typen«, denn auch hier sind zahlreiche parallele, von einander phylogenetisch unabhängige Typen enthalten. Wenn die Gymnospermen in den Kopulationsorganen und in der Embryologie gewisse Ähnlichkeiten mit den Gefässkryptogamen zeigen, so hat dies nicht die Bedeutung, dass sich jene aus diesen entwickelt haben, sondern liegt darin nur eine Bestätigung unserer Theorie, der zufolge jeder Pflanzentypus unter gewissen Lebensbedingungen im Verlaufe einer bestimmten Zeit ähnliche Organe zur Entwickelung bringen kann. Wir möchten nur annehmen, dass die unbekannten Vorfahren der Gymnospermen eine ähnliche Geschlechtsproduktion besassen wie der parallele Pflanzenzweig der Gefässkryptogamen.

Auch die übrigen Abteilungen der Phanerogamen stehen in keinem phylogenetischen Verhältnisse zu den Gefässkryptogamen. Dieser moderne Pflanzentypus hat sich aus uns unbekannten Vorfahren ebenfalls parallel mit den Gefässkryptogamen und Gymnospermen entwickelt.

Zu den vorgenannten Gruppen können nachstehende Bemerkungen hinzugefügt werden:

Die Familien der Farne (*Filices*) sind so, wie sie gewöhnlich unterschieden werden, auch in morphologischer Hinsicht begründet. In der

rezenten Zeit ist die Familie der *Polypodiaceen* die verbreitetste; es hat aber den Anschein, dass auch die übrigen Familien in geologischen Zeiten mehr gegliedert waren, wie aus den fossilen Abdrücken geschlossen werden kann. So z. B. waren die *Gleichenien* vormals in den Polargegenden, was die Zahl der Formen anbelangt, viel zahlreicher als alle lebenden Gleichenien. Auch in der böhmischen Kreideformation haben sie sich in unbestreitbaren Resten in einigen Arten erhalten.

Die isolierte Stellung der Familie der *Marsiliaceen* legt Zeugnis dafür ab, dass die Hydropteriden in älteren Zeiten viel reicher waren.

Die *Ophioglossaceen* sind die am meisten abweichende Familie der Farne. Sie weist so viele morphologische Eigentümlichkeiten auf, dass ich fast geneigt wäre, sie allen anderen Farnen getrennt gegenüberzustellen. Der einfache Bau der Pflanze scheint dafür zu sprechen, dass dieser Typus uralten Ursprungs ist. Dass wir bisher keine deutlichen Vorgänger dieses Typus aus den Erdschichten haben, mag wohl darin seinen Grund haben, dass viele sonderbare, dahin gehörige Abdrücke bald zu verschiedenen Farnen, bald zu den Cykadeen gerechnet werden.

Die Familie der *Marattiaceen* weicht allerdings auch bedeutend von den übrigen Farnen ab, aber trotzdem möchte ich sie doch nicht in eine besondere Abteilung versetzen, denn an der anatomischen Entwickelung der Sporangien ist nicht gelegen und sonst gibt es da keine wesentlichen Unterschiede. Sie aber mit den *Ophioglossaceen* in eine gemeinschaftliche Gruppe einzureihen, wäre gewiss unrichtig.

Die rezente Gattung *Equisetum* ist ein Beispiel eines am meisten isolierten Pflanzentypus.

Die Anwesenheit der Ligula bei einigen Familien der Lycopodineen scheint weder in systematischer noch in phylogenetischer Beziehung von besonderer Bedeutung zu sein, weil viele *Selaginellen* in allen Merkmalen mit einigen Arten der Gattung *Lycopodium* übereinstimmen. Die Lepidodendren, welche die Ligula nur ganz unbedeutend entwickelt haben, bilden fast einen Übergang zwischen den *Sigillariaceen* und *Lycopodiaceen*. Die rezente Gattung *Isoëtes* aus der Familie der *Sigillariaceen* auszuscheiden, ist eigentlich nicht richtig.

Als vierte Gruppe der Gefässkryptogamen haben wir die *Sphenophyllinae* aus dem Grunde aufgestellt, weil auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse von den palaeozoischen Überresten dieser Verwandtschaft nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, wohin wir dieselben zu den früher angeführten drei Gruppen stellen sollten. Es waren dies teils Pflanzen mit aufrechtem, regelmässig gegliedertem und quirlig beblättertem Stengel, teils mit auf dem Wasser schwimmenden und auf dem Wasser ausgebreiteten Blattquirlen. Die Blätter waren durchweg flach, annähernd keilig, mit einer strahlenförmig auseinanderlaufenden und gabeligen Nervatur. Die Anatomie der Achsen verweist eher auf den Typus der *Lycopodineen* als auf jenen der *Equisetineen*. Die Zweige wuchsen nicht quirlig, sondern zumeist einzeln

zwischen den Quirlblättern. Die Mikro- und Makrosporangien sassen an der Innenseite der unteren Blattpartie — also ähnlich wie bei den Lycopodineen und es hat den Anschein, dass die Sporophylle wenigstens bei einigen Arten verlängerte Blütenähren bildeten. Das Makrosporangium enthielt eine einzige Makrospore.

Diese Merkmale sind fast ein Gemisch der Merkmale der *Equisetineen* und *Lycopodineen*, so dass wir faktisch am besten tun, wenn wir die Überreste dieser Pflanzen in eine selbständige Gruppe stellen. Bemerkenswert ist, dass fast alle wesentlichen Charaktere der Gattung *Sphenophyllum* mit jenen der rezenten Gattung *Salvinia* übereinstimmen, so dass wir mit vollem Rechte diese Gattung direkt in dieselbe Gruppe einreihen können. Allem nach zu schliessen, haben wir in diesen zwei Gattungen einen ganz selbständigen Typus der Gefässkryptogamen vor uns, welcher wohl in palaeozoischen Zeiten bedeutend mehr gegliedert sein mochte. Eines ist aber sicher, dass die Gattung *Salvinia* weder mit den eigentlichen Farnen, noch mit der Familie der *Marsiliaceen* etwas gemeinsam hat.

Dieselbe Schwierigkeit macht uns die Einreihung der Gattung *Azolla*. Gewöhnlich wird dieselbe mit der Gattung Salvinia in die Familie der *Salviniaceen* neben der Familie der *Marsiliaceen* gestellt. Wenn wir jedoch alle Merkmale der Gattung *Azolla* mit jenen der Gattung *Salvinia* vergleichen, so erübrigt blos eine gewisse Ähnlichkeit in der Zusammensetzung der Sporangien und die Embryonalentwickelung. Wir haben aber gesehen, dass alle drei Gruppen der Gefässkryptogamen heterospore Formen mit verschiedenartiger Organisation der Sporangien und Sporenentwickelung gebildet haben. Demzufolge könnte jene Ähnlichkeit zwischen den beiden genannten Gattungen von geringer Bedeutung sein. *Azolla* passt also, richtig genommen, in keine der von uns aufgestellten vier Gruppen und stellt gewiss nur das Relikt eines anderen, im Verlaufe der Zeitalter ausgestorbenen Typus dar.

Überhaupt gelangen wir zu der Erkenntnis, dass die jetzt lebenden Gefässkryptogamen nur ein unbedeutender Teil eines ganzen, eigenartigen Pflanzenreiches sind, welches in der palaeozoischen und mesozoischen Zeit reich gegliedert war.

Es lässt sich mit Recht erwarten, dass die Phytopalaeontologie in der Zukunft das, was wir bis jetzt von dieser Pflanzenwelt wissen, noch erweitern und vervollkommnen wird.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel I.

Fig. 1. **Angiopteris Teyssmanniana.** Junge Pflanze in natürl. Grösse; *a*) die grossen, ohrenförmigen Nebenblätter, *b*) Gelenkverdickungen an Blattstielen, *c*) junges Blatt.

Fig. 2. **Platycerium alcicorne.** Entwickelte Pflanze am Stamme, mit dimorphen Blättern; *a*) die dem Stamme angedrückten Mantelblätter. Sehr verkleinert.

Fig. 3. **Lycopodium complanatum.** Steriler Zweig in natürlicher Grösse, *a*) die heurigen Zuwächse.

Fig. 4. **Acaulon muticum.** Ganze, fruchtende Pflanze, rechts männliches Individuum, *a*) Sporogon mit verdicktem Fuss und kleiner Haube.

Fig. 5. **Ephemerum serratum.** Ganze Pflanze, dem dauernden Protonema aufsitzend; vergrössert.

Tafel II.

Fig. 1. **Aspidium Thelypteris.** Dichotomisch verzweigtes Rhizom in natürl. Grösse; *a*) oberhalb der Dichotomie stehendes Angularblatt, *b*, *c*) ähnliches Blatt, aber unterhalb der Dichotomie, *d*) Leiste, welche die beiden Gabeläste teilt.

Fig. 2. **Selaginella Apus.** Keimpflanze, schwach vergr. *a*) Makrospore, *b*) die erste Wurzel, *k*) die Stelle, wo die Wurzel endogen hervortritt, *c*) Hypokotyl, *d*) zwei Keimblätter, *e*) erste Blätter.

Fig. 3. **Osmunda regalis.** Ein Blatt in natürlicher Grösser, mit nebenblattartig verbreiteter Scheide.

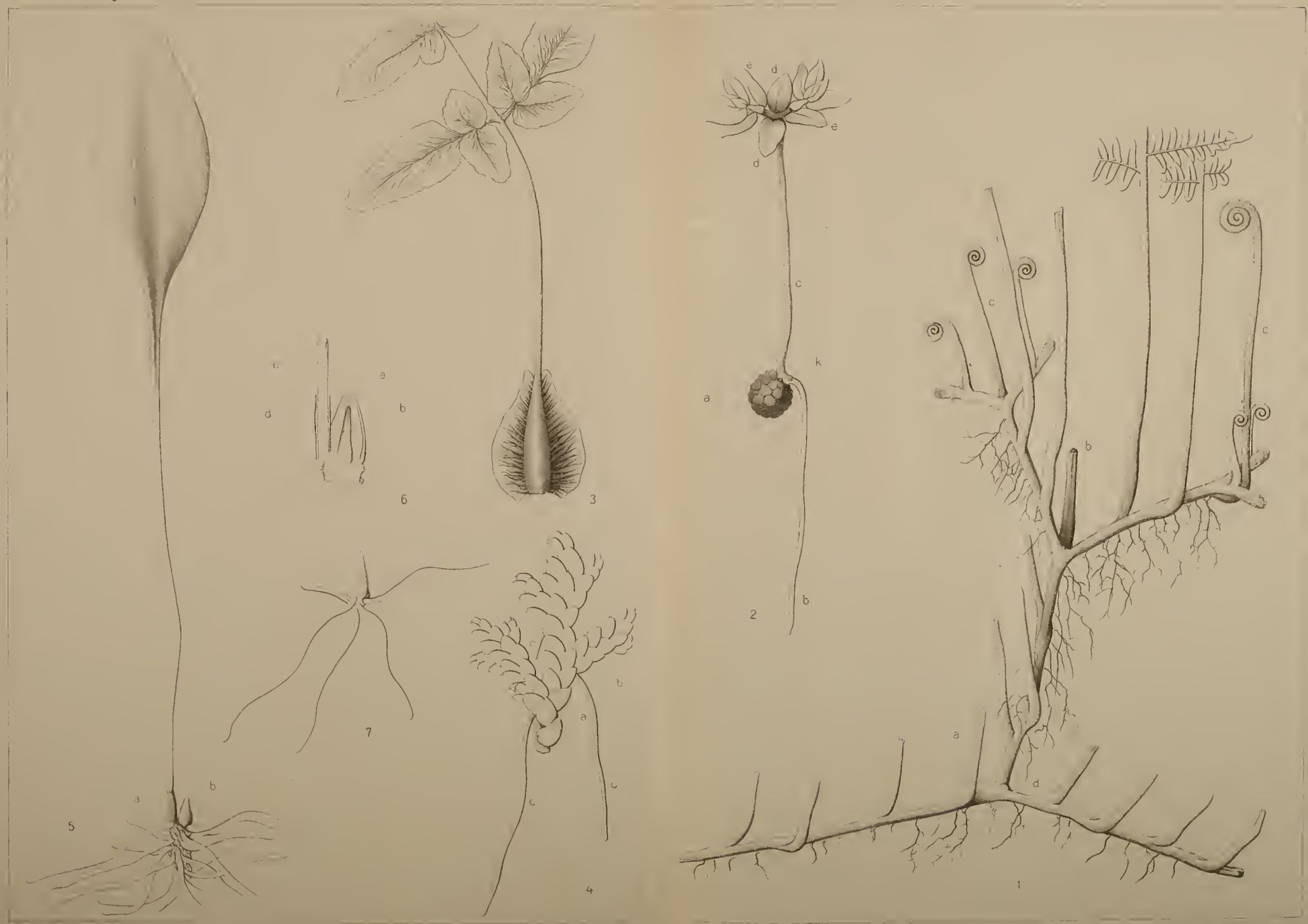
Fig. 4. **Azolla caroliniana.** Beblättertes Ästchen, *a*, *b*) Angularblätter, *c*) Nebenwurzeln.

Fig. 5. **Ophioglossum vulgatum.** Sterile Pflanze, in natürl. Grösse; *a*) die Blattbasis umhüllende Scheide, *b*) Innovationsknospe.

Fig. 6. **Ophioglossum vulgatum.** Längsschnitt durch die Basis voriger Abbildung, *a*) die Scheide, *b*) die Knospe, *c*) Blattbasis, *d*) alte Scheide.

Fig. 7. **Ophioglossum vulgatum.** Keimpflanze, noch in Verbindung mit vertrocknetem Prothallium.

a
b
c
1
3
2
4
a
5


1
2
3
4
5
6
7
a
b
c
d
e
k

Vergleichende

Morphologie der Pflanzen.

II. Teil.

Mit 300 in den Text gedruckten Abbildungen und drei lith. Doppeltafeln.

Dr. Jos. Velenovský,
k. k. o. Professor an der böhm. Universität in Prag.

Prag.
Verlagsbuchhandlung von Fr. Řivnáč.
1907.

Das Recht der Übersetzung wird vorbehalten.

Druck von Eduard Leschinger in Prag

INHALTSÜBERSICHT.

Seite

II. Die Morphologie der Phanerogamen 279
A) Die Keimpflanze . . . . . 279—280
a) Die Keimung der Polykotylen . . . . . 281—310
b) Die Keimung der Monokotylen . . . . . 310—333
c) Die Keimung der achsenlosen Pflanzen . . . . . 333—345
d) Die Keimung der akotylen Pflanzen . . . . . 345—368
B) Die Wurzel . . . . . 368—370
a) Allgemeine Charaktere der Wurzeln . . . . . 370—383
b) Besondere Modifikationen der Wurzeln . . . . . 383—405
c) Wurzellose Pflanzen . . . . . 405—406
C) Das Blatt . . . . . 406—407
a) Die Assimilationsblätter . . . . . 407—413
1. Das Wachstum des Blattes . . . . . 414—416
2. Die Zusammenlegung der Blätter (Vernation) . . . . . 416—418
3. Die Nervatur der Blätter . . . . . 419—422
4. Die Nebenblattbildungen . . . . . 422—459
5. Mono-, bi- und trifaciale Blätter . . . . . 459—475
6. Die Phyllodien . . . . . 475—477
7. Die Form und Teilung der Blätter . . . . . 477—503
8. Die Heterophyllie . . . . . 503—509
9. Die durch den Einfluss des Klimas und Bodens bedingten Blattformen 509—512
10. Die Metamorphose der Blätter an einer und derselben Pflanze . 512—516
b) Die zu anderen Zwecken modifizierten Blätter . . . . . 516—517
1. Die insektenfressenden Pflanzen . . . . . 517—530
2. Die Blätter als ernährende Speicherorgane . . . . . 530—540
3. Die Bewässerungsblätter der Gattung Dischidia . . . . . 540—541
4. Die mechanischen Blätter, insbesondere die Blattranken . . . . . 542—545
5. Blattdornen . . . . . 545—547
c) Reduktion und Abortierung der Blätter . . . . . 547—550
C) 1. Die Gliederung der Kaulome . . . . . 550—563
C) 2. Die Phyllotaxis . . . . . 563—579
a) Die Terminalblätter . . . . . 579—582
D) Die Achse . . . . . 582—592
a) Ein- und mehrachsige Pflanzen . . . . . 592—594
b) Lebensdauer der Pflanzen . . . . . 594—602
c) Die Verzweigung der Achsen . . . . . 602—629
d) Besondere, durch die biologische Funktion bedingte Modifikationen der Achsen 629
1. Die Brachyblaste . . . . . 629—632
2. Die Phyllokladien . . . . . 632—645
3. Die Sprossranken . . . . . 645—648
4. Die Stammdornen . . . . . 648—651
5. Die Rhizome und Achsenausläufer . . . . . 651—655
6. Die Achsenknollen . . . . . 655—669
7. Die Achsen der Sukkulenten . . . . . 669—675
e) Die Axillarachsen und Knospen . . . . . 675—696
f) Die Adventivknospen . . . . . 696—701
g) Die vegetative Vermehrung der Pflanzen . . . . . 702—709
E) Die Trichome . . . . . 710—731

II. Die Morphologie der Phanerogamen.

A. Die Keimpflanze.

Wie sich der Embryo der Phanerogamen im Embryosack anlegt und definitiv ausgestaltet, in welchem Verhältnisse ferner derselbe sich zu den anderen Teilen des ausgereiften Samens befindet, darüber werden eingehende Ausführungen im III. Teile dieses Werkes enthalten sein. Hier wollen wir uns bloss mit jenem Stadium beschäftigen, wo der Embryo aus dem Samen zu keimen und zu einer jungen Pflanze aufzuwachsen beginnt.

Das Studium der Keimpflanzen ist in morphologischer und systematischer Beziehung von grosser Wichtigkeit. Die junge Pflanze zeigt stets eine einfache, ursprüngliche Gliederung, welche im Verlaufe des späteren Wachstums Veränderungen unterworfen wird, wodurch sie zusammengesetzter und deshalb dem Morphologen weniger verständlich wird. Die Bedeutung mancher Organe der entwickelten Pflanze lässt sich nicht selten nur durch deren Vergleichung mit den entsprechenden Organen an der Keimpflanze ergründen. Die Keimpflanze verrät mehr oder weniger den phylogenetischen Ursprung der vollständig entwickelten Pflanze.

Wenn wir die Art und Weise der Keimung verschiedener Repräsentanten der einzelnen Familien vergleichen, so überrascht es uns zu sehen, wie häufig gewisse charakteristische Kennzeichen der Keimpflanze bei der ganzen Familie gemeinsam auftreten, so dass an den Keimpflanzen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen und Familien gut verfolgt werden können, während dieselben an den entwickelten Pflanzen durch Reduktion, Abortierung oder Metamorphose oft verdeckt sind. Ja, wir sind der Ansicht, dass die Keimpflanzen uns wichtige charakteristische Merkmale für die Systematik ganzer Familien bieten können und es ist nur zu bedauern, dass dem Studium dieser Erscheinungen bisher viel zu wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden ist.

Die, die Keimung der Pflanzen behandelnde Literatur, ist zwar umfangreich*), aber auseinandergeworfen, so dass es kein Werk gibt, in welchem dieser Gegenstand übersichtlich und mit wahrem Verständnisse erschöpft worden wäre. Auch sind die, an den Keimpflanzen aufgefundenen Fakta weder in morphologischer noch in systematischer Beziehung bisher in ausreichendem Masse ausgenützt worden. Die besten Arbeiten auf diesem Gebiete stammen von Irmisch, aber auch De Candolle, Richard, Caspary, Warming, Winkler u. a. haben sich mit diesbezüglichen Forschungen beschäftigt. Schon der genaue Beobachter Malpighi (1687) hat diesem Gegenstande grosse Aufmerksamkeit geschenkt und insbesondere schöne Abbildungen über die Samenkeimung wiedergegeben. (De seminum vegetatione Tab. I—IV.)

Wir haben schon im I. Teile (S. 91) genügend dargelegt, dass der Embryo der Gefässkryptogamen eigentlich dem Sporogon der Laubmoose entspricht und dass daher jedes Blatt (recte jedes Glied) auf der Achse der Farne gleichsam eine Wiederholung dieses Sporogons ist. Auch bei den Phanerogamen befindet sich der Embryo als ein ganzes, einfaches, in jeder Beziehung dem Sporogon der Laubmoose adäquates Gesamtgebilde. Es ist das erste von den Gliedern, aus denen sich die vollkommen entwickelte Pflanze zusammensetzt. Das Sporogon der Laubmoose ist ein einfaches Gebilde der zweiten Generation; dennoch hat sich dasselbe bereits in einige morphologische Bestandteile differenziert und zwar in die dicke Kapsel (das Keimblatt der Phanerogamen), die Seta (das Hypokotyl) und den Fuss (die Wurzel). Allerdings gibt es auch Laubmoose (Ricciaceae), wo diese drei Bestandteile nicht unterschieden werden können, wo das Sporogon nämlich nicht gegliedert ist. Mit einem solchen Sporogon könnten wir die Embryonen der Orchideen vergleichen.

Wenn wir erwägen, dass aus dem Embryo ein weiteres Glied (das Anaphyt**) und aus diesem wieder ein weiteres entsteht, so sehen wir, dass sich eigentlich das Keimpflänzchen fortwährend wiederholt. Jedes Anaphyt trägt wiederum den Kotyledon (welcher dem Blatte an der Achse gleich ist) und das Hypokotyl, welches die Achsenglieder (z. B. bei den Umbelliferen, Gramineen) darstellt. Die Achse ist also aus lauter Hypokotylen zusammengesetzt. Hiebei verlängert sich zu einer Wurzel bloss das erste, mit dem Substrat in Kontakt kommende Hypokotyl. Das Bestreben des Hypokotyls, an der Basis Wurzeln zu bilden, äussert sich aber bisweilen auch bei den folgenden Achsengliedern in der Gestalt von Adventivwurzeln, welche vornehmlich an den, dem Substrat aufliegenden Stengeln, besonders an den Noden auftreten.

---

*) Die einschlägigen Literaturangaben sind sehr sorgfältig in der schönen und inhaltsvollen Abhandlung Klebs enthalten, wo auch der Versuch unternommen wurde, die Keimungsformen in verschiedene Kategorien einzuteilen. Viele wichtige Berichte und Aufklärungen haben wir nur dieser Arbeit zu verdanken.

**) Siehe das Kapitel über die Gliederung der Achsen.

a) Keimung der Polykotylen.

Wir werden die Keimung der Polykotylen und Monokotylen abgeteilt behandeln, um der Übersicht wegen eine Einteilung einzuhalten.

Der morphologische Unterschied zwischen beiden Keimungstypen ist aber nur relativ, denn im wesentlichen stellt uns jeder Embryo ein einheitliches Gebilde dar. Wir werden später hören, dass auf dem sich entwickelnden Embryo ein Vegetationsgipfel, das ist eine Gruppe meristematischer, in fortwährender Tätigkeit befindlicher Zellen vorhanden ist, und zwar entweder auf dem Scheitel des Embryos oder verschieden tief unter demselben.

Wenn er sich am Scheitel des Embryos befindet, so wölben sich auf dessen Seiten zwei gleichgrosse Höcker (oder mehrere im Kreise), welche schliesslich zu zwei gleichgeformten Kotyledonen aufwachsen, zwischen denen an der Basis der Achselkegel eingeschlossen ist.

Befindet sich der Achsengipfel unter dem Scheitel des Embryos, so ist natürlicherweise oberhalb desselben bereits ein Embryoteil als einziger Höcker vorhanden, welcher sodann zu einem einzigen Keimblatt aufwächst. Der zweite Kotyledon (welcher seitwärts des Embryos unter dem Achselgipfel stehen müsste), gelangt in diesem Falle nicht zur Entwicklung und so entsteht der Typus eines monokotylen Embryos. Manchmal geschieht es auch, dass der Achsengipfel nur schwach gegen den Embryoscheitel zu vorgeschoben ist und dann haben wir den Übergangstypus zwischen den Mono- und Dikotylen, wie wir denselben bei den *Dioscoreaceen*, von denen weiter unten noch Erwähnung geschehen wird, vorfinden.*)

Wir können also nicht sagen, dass der Typus der Dikotylen ursprünglicher sei als jener der Monokotylen und dass der Letztere aus dem Ersteren im Verlaufe der Zeit entstanden wäre — oder umgekehrt. Beide Typen sind bloss Modifikationen und offenbar auch von gleichem Alter.

Aus palaeontologischen Funden wissen wir zwar, dass die Monokotylen sich in der Kreidezeit nur spärlich zeigen, dass sie dagegen in keinem Fundorte des Tertiärs fehlen, wo sie einen wichtigen Bestandteil der damaligen Flora bilden, geradeso, wie in der recenten Periode. Die Gymnospermen sind im Karbon schon häufig. Hieraus kann allerdings nicht geschlossen werden, dass die Monokotylen im Karbon nicht gelebt

*) Die neuen und teilweise abenteuerlichen Anschauungen Lyons (The Embryo of the Angiosperms. Amer. Naturalist, 39, 1905) über die Bedeutung der Kotyledonen, des Hypokotyls und des Protocorms, sowie über die Entstehung der Angiospermen aus den Gymnospermen halten wir für spekulative Theorien, welche der Autor durch keine objektive Beobachtung unterstützt. Die Lehre über die phylogenetische Abstammung der Angiospermen von den Gymnospermen ist übrigens keineswegs neu (vergl. z. B. die Arbeiten Celakovskýs). Unsere Meinung hierüber siehe im I. Teile S. 31.

hätten, wir können hieraus bloss vermuten, dass sie in der Karbonzeit selten, wenigstens viel seltener waren, als die Dikotylen. Ebensowenig kann angenommen werden, dass die in der Kreide plötzlich erscheinenden angiospermen Dikotylen zuerst auf der Erde waren, weil deren Spuren im Palaeozoicum bisher nicht aufgefunden worden sind. Hieraus folgt abermals bloss das Faktum, dass sie im Palaeozoicum selten waren und zu ihrer vollständigen Entwicklung erst in der Kreidezeit gelangten. Wir müssen daher aus den palaeontologischen Funden folgern, dass sowohl die mono- als auch die polykotylen Pflanzen gleichzeitig entstanden sind, dass aber die Monokotylen sich zu voller Kraft erst in späterer Zeit entwickelt haben. Diese palaeontologische Ansicht entspricht den vorher schon auseinandergesetzten morphologischen Verhältnissen.*)

Bereits bei den Gefässkryptogamen konnten wir mono- und dikotyle Typen unterscheiden. Wenn wir das erste Blatt auf dem keimenden Farnembryo als Keimblatt auffassen, so sind alle Farne als Monokotylen anzusehen. Auch die Lycopodien sind meistenteils monokotyl, die Selaginellen dagegen dikotyl und Equisetum trikotyl. Man sieht also, dass dieser morphologische Charakter bei den Kryptogamen sich noch nicht fest ausgebildet hat und nicht konstant geworden ist.

Die grösste Anzahl der polykotylen Phanerogamen zeigt auf der Keimpflanze zwei Kotyledonen, weshalb sie allgemein *Dikotylen* genannt werden. Aber auch hier gibt es Ausnahmen, wo nämlich entweder regelmässig oder abnorm an dem Keimpflänzchen eine grössere Anzahl von Keimblättern vorkommt. So besitzt *Psittacanthus cucullaus* (Loranthaceae) regelmässig 4, *Persoonia* (Proteaceae) 2—8 Kotyledonen. Abnorm erscheinen bei Arten, die normalerweise zwei Keimblätter besitzen, 3 Kotyledonen und dies ziemlich häufig (siehe die Abhandlung Jungers und Winklers). Vries führt bei *Papaver Rhoeas* sogar 4—5 Kotyledonen an. Eine ebenso verbreitete Erscheinung ist die Doppelteilung eines Kotyledons und zwar bis zu verschiedener Tiefe, so dass es hier deutlich zu sehen ist, dass die mehrzähligen Keimblätter den einzähligen Keimblättern gleichwertig sind. Im Gegensatze zu den angeführten Fällen gibt es wieder solche, wo die normal geteilten Keimblätter in ein becherförmiges Gebilde verschmelzen (Vries).

Die *Koniferen* keimen mit verschiedener Anzahl von Kotyledonen, so zeigen die Gattungen *Abies*, *Pinus*, *Picea*, *Larix* zumeist 6—12 Keimblätter im Quirl (Fig. 183.) Diese Kotyledonen sind den Laubblättern durchaus ähnlich und bei *Abies* durch vier Jahre ausdauernd. Die zwei weisslichen Streifen der Unterseite befinden sich jedoch bei den Keimblättern auf der

*) Schon Campbell hat die Meinung ausgesprochen, dass die Monokotylen und Dikotylen zwei phylogenetisch von einander unabhängige und gleich alte Zweige der Angiospermen darstellen (Americ. Nat. 1902). Ebenso richtig urteilt Schaffner, dass die Angiospermen mehrere selbständige Typen enthalten, aus welchen sich die recenten Monokotylen und Dikotylen entwickelt haben. — Vergl. auch die Arbeit von Fritsch

Bauchseite. Nach den Kotyledonen folgt ein Quirl von 6 grünen Blättern (mit weisslichen Streifen auf der Unterseite, wie gewöhnlich) und sodann eine grössere Anzahl von spiralig gestellten, häutigen Schuppen, welche die endständige Winterknospe des künftigen Jahres umhüllen. In diesem

Fig. 183. Keimung der Koniferen. A) **Abies pectinata.** A_1) Keimpflanze im 2. Jahre, A_2) hiezu Diagramm, k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, c) Keimblätter, a) Laubblätter ersten Jahres, b) häutige Schuppen, d) Laubblätter zweiten Jahres, f) Winterknospe für das 3. Jahr. B) **Juniperus communis.** B_1) Keimpflanze, k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, c) Keimblätter, a, b, d) Laubblätter, B_2) hiezu Diagramm. C) **Ephedra campylopoda,** C_1) Keimpflanze, k) Hauptwurzel, s) Same, hs) Haustorium, h) Hypokotyl, c) Keimblätter, C_2) Längsschnitt durch den Samen, t) harte Schale, a) häutige Testa, e) Endosperm, em) Embryo. (Original.)

zweiten Jahre entwickeln sich aber schon die normalen grünen Blätter in spiraliger Anordnung (nach $^5/_{13}$). Ihnen folgt abermals eine Spirale von Winterschuppen, hierauf die Blattspirale des dritten Jahres usw. Interessant ist, dass hier die Abwechslung der Schuppen und grünen Blätter in derselben Weise vor sich geht, wie bei der Gattung *Cycas*.

Bei anderen Koniferen sind bloss zwei Kotyledonen vorhanden, so z. B. bei den Gattungen *Juniperus* und *Cupressus*. Bei *J. communis* folgen nach zwei linealen, blattähnlichen Kotyledonen zwei normale, gegen-

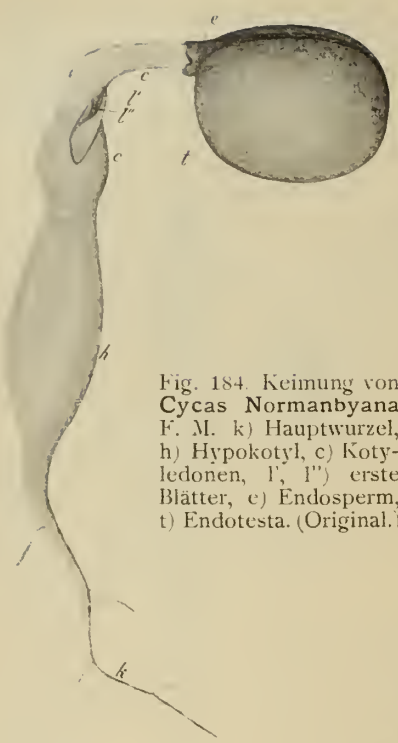


Fig. 184. Keimung von **Cycas Normanbyana** F. M. k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, c) Kotyledonen, l', l'') erste Blätter, e) Endosperm, t) Endotesta. (Original.)

ständige Blätter (Fig. 183), nach denselben 4 Blätter im Quirl und weiter abwechselnde, 4zählige Blätterquirle. Bei der Gattung *Cupressus* pflegen manchmal 3—4 Kotyledonen vorzukommen. Bei den *Taxaceen* keimen die einzelnen, dahin gehörigen Arten meistenteils mit zwei Kotyledonen, welche bei der Gattung *Taxus* im Samen noch unentwickelt sind und erst bei der Keimung aufwachsen. Bei einigen *Araucarieen* sind die Kotyledonen am Ende verwachsen, wie bei den Cycadeen, indem sie auch bei der Keimung vollständig im Samen stecken bleiben. Die *Taxodineen* besitzen 4—9 Keimblätter, die *Cupressineen* am häufigsten bloss zwei. Die Kotyledonen der Koniferen, insoferne sie nicht im Samen eingeschlossen sind, sind sattgrün und haben dieselbe Assimilationsfunktion, wie die entwickelten Blätter. Interessant ist, dass sie ihre grüne Farbe auch im Finstern nicht verlieren.

Die Keimung der monotypischen Gattung *Ginkgo* unterscheidet sich von den übrigen Koniferen dadurch, dass die Keimblätter, wie bei den Cycadeen, in dem reichlich vorhandenen fleischigen Eiweiss des Samens unter der Erde eingeschlossen bleiben (Fig. 291 a). Die Kotyledonen sind länglich, am Ende ausgeschnitten und untereinander vollkommen frei.*) Am häufigsten sind zwei, manchmal auch drei Kotyledonen vorhanden. Zwischen denselben wächst die stattliche, aufrechte Achse empor, welche mit zwei spreitenlosen, am Ende ausgeschnittenen Schuppen beginnt. Ihnen folgen erst die kleineren, mit Spreiten versehenen Laubblätter. Die Hauptwurzel ist von dem kurzen Hypokotyl deutlich abgeteilt, gerade und mächtig angelegt. Die Nebenwurzeln kommen aus ihr endogen und frühzeitig hervor.

Bei den *Cycadeen*, so namentlich bei den Gattungen *Cycas* und *Zamia*, keimt der Same mit zwei Kotyledonen, welche aber zusammengewachsen sind und im Endosperm als Haustorium (Fig. 184) stecken bleiben. Nach den Keimblättern folgt entweder sofort das gefiederte Laubblatt, oder es kommen vorerst noch einige, nicht grün gefärbte Schuppen und dann erst die grünen Laubblätter.

*) Unrichtigerweise wird in der Literatur gesagt, dass sie zusammengewachsen sind.

Die *Gnetaceen* keimen mittels zwei Kotyledonen. Die Gattung *Ephedra* z. B. besitzt zwei lange, lineale, grüne, oberirdische Keimblätter (Fig. 183), ein längeres, oberirdisches Hypokotyl, welches allmählich in die Hauptwurzel übergeht. Nach den Kotyledonen folgen abwechselnde Paare grüner, den Keimblättern ähnlicher, linealer Blätter. Erst später bilden sich Paare nicht grün gefärbter Schuppen. Die Keimpflanze steckt eine Zeitlang mittels eines besonderen Anhängsels (Haustorium) im Endosperm. Dieses Haustorium entsteht an der Basis des Hypokotyls. Auch bei *Welwitschia* und *Gnetum* kommt es vor, während es sonst anderwärts nirgends weder bei den Gymno- noch bei den Angiospermen zum Vorschein gelangt. Hier wird die Funktion des Haustoriums von den Keimblättern besorgt, welche mit ihrem Ende im Endosperm stecken bleiben und dasselbe aussaugen.

Die Gattung *Gnetum* keimt mit zwei grünen Kotyledonen, welche den Laubblättern ähneln und denen gleich die Blattpaare folgen. Die Gattung *Welwitschia* keimt nach Bower mittels zwei flacher Kotyledonen, denen das einzige Blattpaar nachfolgt, welches an der Pflanze überhaupt zur Ausbildung gelangt. Diese Blätter wachsen, solange sie leben, an der Basis zu und dienen der Pflanze als Assimilationsorgane. Aus dem Hypokotyl entwickelt sich sodann der dicke Stamm dieser in jeder Beziehung sonderbaren Pflanze.

Die typische Keimung der dikotylen Angiospermen möge hier durch zwei Beispiele an den Gattungen *Robinia* und *Glycine* veranschaulicht werden (Fig. 185). Die aus dem Samen aufgewachsene junge Pflanze erhebt sich über die Erde samt den Keimblättern (*c*). Bei der Keimung tritt immer zuerst das Hypokotyl hervor, so dass zuletzt die Keimblätter erscheinen, wenn sie nicht schon überhaupt im Samen verschlossen bleiben. Unter den Kotyledonen befindet sich ein blatt- und wurzelloser Teil (*h*), das sogenannte Hypokotyl. Dieses verlängert sich in der Erde in eine Wurzel (*k*), welche bald auch Seitenwurzeln abzweigt. Die Wurzeln sind mit verschiedenartig langen und dichten Wurzelhaaren, d. i. einfachen, langen und dünnwandigen Zellen bewachsen, welche aus der Oberfläche der Wurzeln herauswachsen. An diese Haare legen sich die kleinsten Bestandteile der Erdkrume eng an, in welcher mit Hilfe der Haare teilweise eine Zersetzung eintritt, so dass aus der Lösung dann manche Stoffe endosmotisch in die Wurzelhaare und aus denselben weiter in das Wurzelgewebe gelangen. Zwischen den Kotyledonen entwickelt sich an dem Achsenscheitel eine Terminalknospe (Plumula), die bald zu einer Achse (*o*) emporwächst, welche sodann die ersten Blätter (*a*, *b*, *c*) entwickelt und mit der Terminalknospe (*p*) abschliesst. Das sind die hauptsächlichsten Bestandteile einer dikotylen Keimpflanze.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit eingehender den eben genannten Organen zu.

Fig. 185. Keimung der Dikotylen.
Links **Robinia Pseudacacia.**
k) Hauptwurzel, k') Nebenwurzeln,
h) Hypokotyl, c) Kotyledonen, o) Achse, s) Nebenblätter, l', l'', l''') Blätter. Rechts **Glycine** sp. (Java), p) Knospe in der Kotyledonsachsel, s') Stipullen, sonst wie vorher. (Original.)

Die Keimblätter sind in den angeführten zwei Fällen ebenso wie bei einer grossen Menge anderer Arten fleischig und mit Reservestoffen angefüllt, denen das junge Pflänzchen seine Nahrung entnimmt. In anderen Fällen bleiben die Keimblätter unter der Erde *(Quercus, Aesculus, Pisum)*, oder sie stecken im Endosperm des Samens, aus welchem sie die Nährstoffe heraussaugen, so z. B. bei *Paeonia* oder *Aristolochia Clematitis*. Der Umstand, ob die Kotyledonen bei der Keimung unter der Erde bleiben oder über dieselbe emporkommen, ist in sehr vielen Fällen für die verwandtschaftlichen Beziehungen ohne alle Bedeutung, denn nicht selten verhalten sich in dieser Beziehung Arten einer und derselben Gattung verschieden *(Mercurialis annua, M. perennis)*. Bei den Gattungen *Galium*, *Asperula* und Verwandten (Fig. 191) ist der Embryo ebenfalls in das reiche Endosperm eingeschlossen und sehr unbedeutend, so dass auch die

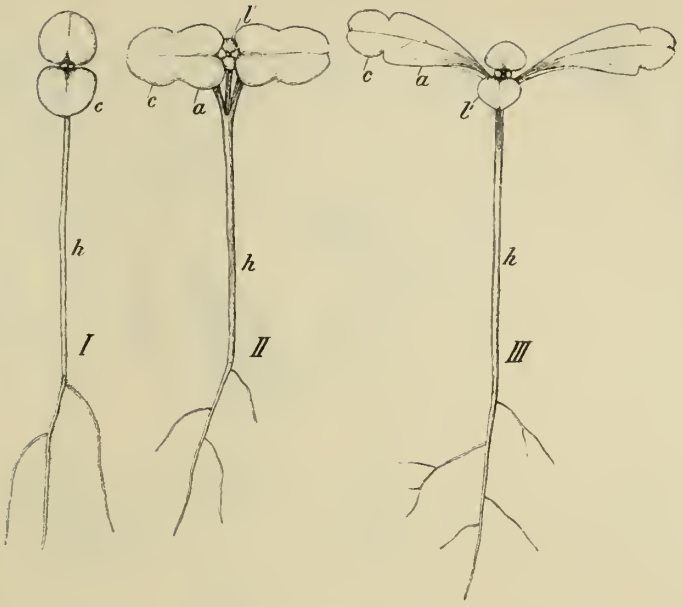


Fig. 186. Keimung von **Oenothera tenella**. h) Hypokotyl, c) Kotyledonen, a) blattartiger Zuwachs unter dem Kotyledon, l') Blätter. (Original.)

Keimblätter ursprünglich sehr klein erscheinen. Wenn das Endosperm jedoch von den jungen Pflänzchen ausgesaugt worden und der Same abgefallen ist, so fangen die Keimblätter an, sich hier rasch zu vergrössern, bis sie ganz ungewöhnliche Dimensionen annehmen und grün werden, so dass sie dann selbst Assimilationsfunktion verrichten und lange auf der Pflanze ausdauern. Auch die Keimblätter der abgebildeten *Ampelopsis* (Fig. 192) vergrössern sich nach der Keimung bedeutend. Die fleischigen Keimblätter in den oben genannten Fällen fallen nach der Aussaugung bald ab. In anderen Fällen jedoch bleiben sie lange erhalten (*Fumaria*, einjährige Arten von *Veronica*, die Mehrzahl der *Cruciferen*, *Adonis aestivalis*, *Melampyrum pratense*, *Urtica urens* u. s. w.).

Sehr auffallende Verhältnisse, was das Ausdauern der Keimblätter an der vollkommen entwickelten Pflanze betrifft, finden wir bei einigen Arten der Familie der *Oenotheraceen*, so namentlich bei *Oenothera* (Fig. 186), wie zuerst von Lubbock gezeigt worden ist. Hier verbleiben die aufgewachsenen, glatten Keimblätter weiter auf dem Hypokotyl und zeigen noch lange ein Zunehmen ihres Wachstums an der Basis, so dass der vollkommen entwickelte basale Teil die Gestalt der oberen grünen Laubblätter annimmt und die Assimilation besorgt. Es sieht so aus, als ob an das Ende eines gewöhnlichen Blattes ein Keimblatt angewachsen wäre. In gewisser Beziehung erinnert diese Erscheinung an das Wachstum des Keimblatts bei *Streptocarpus*, wie wir es später noch behandeln werden. Noch besser konnte ich diese Erscheinung an der Gattung *Godetia* beob-

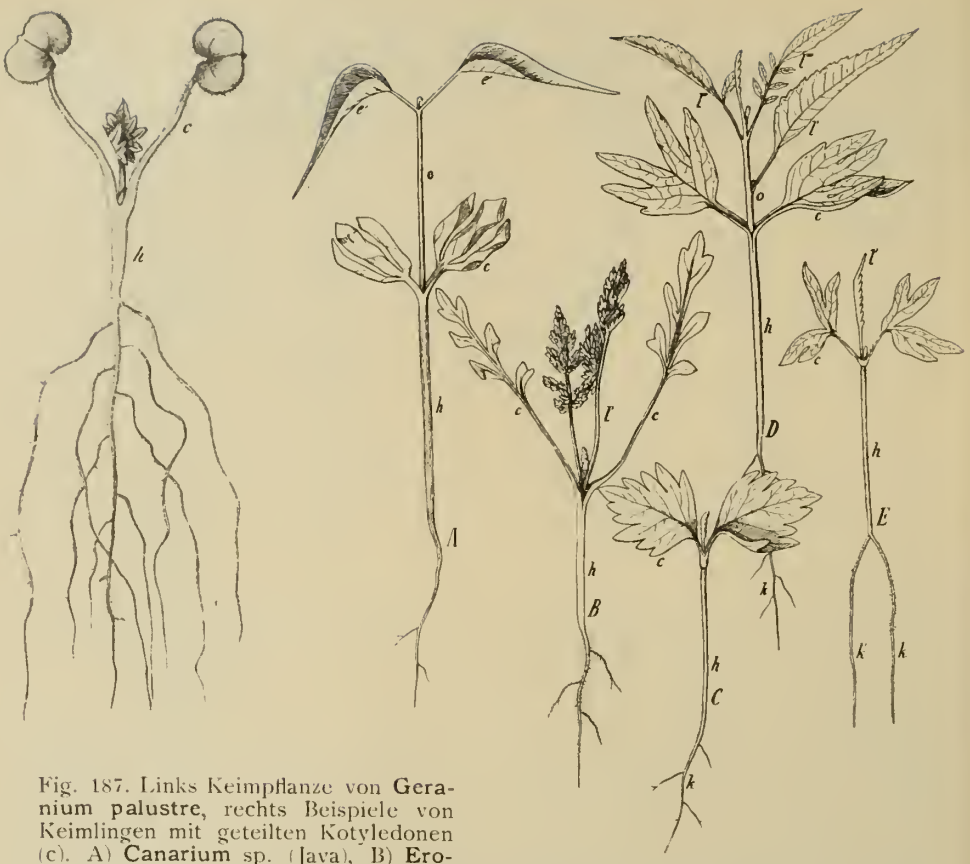


Fig. 187. Links Keimpflanze von **Geranium palustre**, rechts Beispiele von Keimlingen mit geteilten Kotyledonen (c). A) **Canarium** sp. (Java), B) **Erodium moschatum**, C) **Tilia platyphyllos**, D) **Pterocarya caucasica**, E) **Platycarya stolonifera**. (Original.)

achten, wo der blattartige, basale Teil des Keimblatts nicht nur stark entwickelt, sondern auch, wie das Blatt, am Rande gekerbt ist. Der Hauptnerv geht hier bloss bis zur Basis des Keimblatteils.

Die Form der Keimblätter ist gewöhnlich einfach, ungeteilt, auch die Oberfläche ist zumeist glatt, nur ausnahmsweise, so z. B. bei *Salvia officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Geranium* erscheint sie behaart (Fig. 187). Selten sind die Fälle, wo die Kotyledonen tief zweispaltig (*Amsinckia*) oder dreilappig (Canarium, Lepidium sativum) oder endlich mehrlappig (*Pterocarya*, *Platycarya* — Fig. 187) sind. Eine solche seltene Ausnahme sehen wir auch bei *Tilia* (Fig. 187, C), wo die Keimblätter ringsum lappig-gezähnt sind, obzwar alle nachfolgenden Blätter nur eine seichte Zähnung aufweisen. *Erodium moschatum* hat sogar vollkommen gefiederte Keimblätter (Fig. 187, B). Ich erblicke darin eine Erscheinung, welche wir auch anderwärts beobachten können. Die Organe unterliegen infolge der Einwirkung verschiedener Einflüsse morphologischen Verände-

rungen, welche sich als spezielle Merkmale vererben und bleiben etwa auch dann erhalten, wenn sie für die Pflanze keine biologische Bedeutung mehr haben. Und ebenso verkörpert sich eine solche morphologische Eigenschaft auch in jenen Pflanzenteilen, wo dieselbe von keiner biologischen Bedeutung ist. Ähnlich verhält es sich bei dem abgebildeten *Erodium*. Die bis zum zweiten Grade fiederteiligen Blätter haben auch den Keimblättern das Bestreben eingeimpft, die Blattspreite zu teilen, obzwar die Keimblätter für das Leben der Pflanze auch ungeteilt sein könnten, wie es der übliche Fall ist. In ähnlicher Weise hat die Gattung *Umbilicus* schildförmige Keimblätter entwickelt, weil auch alle Laubblätter an der Pflanze diese Gestalt angenommen haben. *Erodium gruinum* hat im Gegensatze hiezu ungeteilte Keimblätter, weil auch dessen Laubblätter ungeteilt erscheinen.

Die Keimblätter sind in der Regel sitzend oder kurzgestielt, ja es kommt vor, dass aus einer sitzenden Basis manchmal an dem Hypokotyl lange Öhrchen herablaufen. Hie und da gibt es auch Fälle, wo die Keimblätter lang und dünn gestielt sind (*Romanzoffia sitchensis*, *Dracocephalum*, *Geranium palustre* (Fig. 187, 192).

Beide Kotyledonen wachsen manchmal in verschiedener Weise zusammen. So verwandeln sie sich bei der Gattung *Lupinus* (Fig. 17, Taf. III) durch Zusammenwachsung an der Basis in einen vollwandigen, scheideartigen Becher, aus welchem dann die Achse mit den Blättern emporwächst. Bei einigen Arten von *Mesembryanthemum* (Fig. 3, Taf. IV) verschmelzen die beiden fleischigen Kotyledonen in eine flache Scheibe, aus welcher die ersten zwei Blätter herauswachsen. Das Hypokotyl verbreitet sich allmählich hinauf und geht in die Scheibe über. Auch *Cenia geminata* und andere Kompositen zeigen die Keimblätter in eine flache, horizontale Scheibe zusammengewachsen (Fig. 192, G), welche jedoch unten in eine becherförmige Scheide übergeht (*a*). Bei einigen Leguminosen verwachsen beide Keimblätter nur auf einer Seite, während sie auf der anderen gespalten und frei erscheinen (so bei *Astragalus exscapus*, Fig. 21, Taf. III). Bei *Hedysarum coronarium* verwachsen sie zwar am Grunde beiderseits, aber beide neigen sich dann auf eine Seite (Fig. 20, Taf. III).

Normal zusammengewachsene Spreitenflächen der beiden Keimblätter weisen die unterirdisch keimenden Arten *Aesculus Hippocastanum*, *Castanea vesca*, *Ervum tetraspermum* auf.

Eine eigentümliche, bei den Pflanzen verschiedener Verwandtschaft verbreitete Erscheinung ist das Zusammenwachsen der Keimblätter der ganzen Länge der Blattstiele nach in einen gemeinsamen Stiel, welchen manchmal in der Mitte ein enger Kanal durchläuft, an dessen Basis auf dem Hypokotyl die Terminalknospe sitzt, aus welcher dann die junge Pflanze nach aussen hin durchbricht. Ein schönes Beispiel bietet uns

Fig. 188.
A) Keimung von **Eranthis hiemalis**. A1) Junge Keimpflanze mit 3 Kotylen, A2) älteres Stadium mit verdicktem Hypokotyl, A3) Reserveknolle im Juli, A4) zweijährige, A6) dreijährige Pflanze, A5) Längsschnitt durch die dreijährige Knolle; k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, a) Keimblattstiel, c) Kotyledonen, l', l'') Laubblätter, b) deren Stiel, r, r') Niederblätter, y) Kanal im Blattstiele, n) Blattscheide, p) Erneuerungsknospe, z) alte Schale, u) diesjährige Knollenschicht, k') Adventivwurzeln, y) neu sich bildende Knollenschicht unter der Erneuerungsknospe. — B) **Delphinium nudicaule** mit gleicher Bezeichnung. (Original.)

in dieser Beziehung die Frühjahrspflanze *Eranthis hiemalis* (Fig. 188). Die heurige Keimpflanze (A_1, A_2) besitzt 2—3 einfache Keimblätter, welche an der Basis verwachsen sind und auf dem gemeinsamen Blattstiel (*a*) horizontal sitzen. Der Blattstiel geht in das Hypokotyl (*h*) über. Im Sommer trocknet die Blattstielpartie ab, das Hypokotyl verdickt sich knollig (A_2) und trägt am Ende eine kleine Terminalknospe, aus welcher im nächsten Jahre eine häutige Schuppe (A_4 r) sowie das langgestielte Blatt herauswächst. Der Stiel dieses Blattes ist mit einem Kanal versehen, weil derselbe ursprünglich rinnenförmig war, aber später die Ränder der Rinne zusammenwuchsen. Die scheidig verbreiterte Partie des Blattstiels umfasst wieder die nächstjährige Knospe. Auf dieser wächst im dritten Jahre aber-

Fig. 189. Keimpflanze von **Psidium** sp. (Java). Die Keimblätter (c) sind mit den Stielen der Achse (o) angewachsen. (Original.)

mals eine Knospe und ein Blatt. Erst im vierten oder fünften Jahre gelangt aus der Knospe der mit einer Blüte abgeschlossene Schaft zum Vorschein. Die unterirdische Knolle wächst und wird immer grösser, alljährlich aber vertrocknet und schält sich die äussere Gewebeschicht, an deren Stelle sich eine neue Schicht bildet. Das abgebildete *Delphinium nudicaule* Torr. Gr. zeigt eine ganz ähnliche Entwicklung der Knolle und der Keimung. Gleiche Keimungsverhältnisse beobachtete Lewis am *Podophyllum peltatum*)*. Auch die bei uns allgemein vorkommende Umbellifere *Chaerophyllum bulbosum* keimt und bildet ihre unterirdische Knolle in ähnlicher Weise. Einen ähnlichen Vorgang können wir auch bei *Geranium tuberosum* (nach Irmisch) beobachten, nur mit dem Unterschiede, dass in den späteren Jahren auch die untersten Teile der Achse mit der Knolle zusammen sich verdicken.

Einen eigentümlichen und vielleicht keineswegs isolierten Fall haben wir an einer exotischen Art der Gattung *Psidium* (Java, Fig. 189) beobachtet. Hier wachsen die aus dem Hypokotyl *(h)* hervorstehenden beiden Keimblätter mit ihren Stielen *(a)* an die Achse *(o)* an. An den herablaufenden Rändern der Keimblätter kann man dieses Anwachsen schön wahrnehmen. Nach den Keimblättern folgen dann die normalen Blätter *(l', l'')*, welche wie die Keimblätter mittelst Spuren am Schafte herablaufen.

Fig. 190. **Polygonum Fagopyrum** Keimblätter (c) bilden unten eine gemeinschaftliche Ochrea a, o), welche die Knospe einhüllt. (Original.)

Die Kotyledonen zeigen wohl kaum irgendwann andere Bestandteile, so insbesondere keine Nebenblätter. Nur bei der Art *Polygonum Fagopyrum* (Fig. 190) sehen wir an der Basis beider Keimblattstiele eine entwickelte gemeinsame Ochrea, durch welche sich, wie bekannt, die Blätter dieser Gattung auszeichnen. Aus der Ochrea wächst dann die Plumula heraus. Bemerkenswert ist hiebei, dass *Polygonum Convolvulus* keine Ochrea an den Keimblättern entwickelt. Auch *Corydalis capnoides* (Fig. 199) besitzt an der Basis des einzigen Keimblattes nebenblattartige Öhrchen, welche die Plumula einhüllen.

*) Lewis Ch. E., Studies of some anomalous dicotyled. plants. Bot. Gaz. 1904. 2 pls

In den Achseln der Keimblätter pflegen gewöhnlich keine Knospen vorhanden zu sein. Manchmal jedoch bilden sich hier regelmässig Knospen, ja mittels dieser Achselknospen gelangt später die Pflanze zur Verzweigung und Entwicklung. So sehen wir einfache Achselknospen bei der abgebildeten *Glycine* (Fig. 185). In der Regel zeigen sich Achselknospen bei der Gattung *Linum* (Fig. 192). Die zweijährigen und perennierenden Arten dieser Gattung erneuern sich aus diesen Knospen im nächsten Jahre. Bemerkenswert ist der Fall bei der Gattung *Galium* (Fig. 191), wo wir in den Achseln der Keimblätter gleich mehrere Knospen und später Sprosse sehen, welche in einer in die Achsel herabsteigenden Wickel gestellt sind. Es sind dies zweizeilige Serialknospen. Auch bei der Gattung *Onobrychis* kommen diese serialen Keimblattknospen zum Vorschein.

Fig. 191. **Galium tricorne.** In den Achseln der Keimblätter (c) treten seriale Sprosse (a, b) hervor. (Original.)

Bei einigen ausdauernden Kräutern und Holzpflanzen entwickeln sich im ersten Jahre nur die zwei Keimblätter, während die weiteren Blätter erst im folgenden Jahre erscheinen. Als Beispiele nennt Winkler: Eranthis, Aconitum Anthora, Smyrnium perfoliatum, Dentaria, Hedera, Asarum, Rhamnus cathartica.

Was nun die ersten Laubblätter an der Achse der Keimpflanze anbelangt, so herrscht in dieser Beziehung eine grosse Mannigfaltigkeit. Es kommt im ganzen selten vor, dass gleich die ersten Laubblätter dieselbe Gestalt, Grösse und Stellung hätten, wie die Blätter der entwickelten Pflanze. Ein solches Beispiel bietet uns *Ampelopsis quinquefolia* (Fig. 192), wo nach den Keimblättern sofort das normale, fünfzählige, unten auch schon mit häutigen Nebenblättern (*s*) versehene Laubblatt folgt. Auch das erste Blatt der bereits früher beschriebenen *Paeonia corallina* ist ähnlich ausgestaltet und ebenso geteilt (obzwar in etwas geringerem Masse), wie die Stengelblätter der entwickelten Pflanze. Die Blätter der meisten Umbelliferen bekommen gleich nach den Keimblättern schon gefiederte Blätter von derselben Form wie diejenigen, welche erst später zur Entwicklung gelangen. Das gleiche kann man an der keimenden *Hedera Helix* beobachten, welche nach den Kotyledonen gelappte Blätter derselben Form trägt, welche an den sterilen Sprossen vorkommt, obwohl die Blütenzweige bekanntlich nur ganzrandige Blätter entwickeln. Diese Eigenschaft verrät wohl die Verwandtschaft der *Hedera* mit den Umbelliferen.

Fig. 192. Keimung der Dikotylen. A Cinnamomum zeylanicum, B Paeonia corallina, C Hepatica triloba, D Romanzoffia sitchensis, E Tropaeolum majus, F Ampelopsis quinquefolia, G Cenia geminata, H Linum grandiflorum, I Dracocephalum moldavicum, K Nymphaea alba, L Platanus orientalis, M Salix alba. k Hauptwurzel, h Hypokotyl, f, f' ... Blätter, o Achse, s Same, e Endosperm, k' Adventiv- und Nebenwurzel, s' Stipulae. (Original.)

Fig. 193. Keimpflanze von **Papaver Rhoeas** (links), **Fragaria vesca** (rechts). o) Kotyledonen, l', l'' . . .) Blätter. (Original.)

Gewöhnlich beginnen an der Achse einfachere Blattformen zum Vorschein zu kommen, aus welchen sich sodann fortschreitend die zusammengesetzten (eventuell gefiederten) Blätter der entwickelten Pflanze bilden. So sehen wir an der gemeinen *Robinia* (Fig. 185), dass das erste Blatt (*l'*) einfach, das zweite und dritte (*l''*) bloss dreizählig ist. Erst die nachfolgenden Blätter sind mehrzählig unpaarig gefiedert. Noch auffallender ist dieser Umstand bei der bereits abgebildeten *Glycine* (Fig. 185). Hier folgt nach den Keimblättern ein Paar gegenständiger, sitzender, einfacher Blätter, sodann ein einfaches, aber gestieltes Blatt. Weiter kommen in abwechselnder Ordnung einige dreizählig-gefiederte und schliesslich mehrzählig-gefiederte Blätter. An den beiden beschriebenen Beispielen können wir sehen, dass gerade so, wie sich das Blatt in der ersten Jugend als seitliches Höckerchen an der Achse der vollkommen ausgebildeten Pflanze entwickelt, auch hier dessen Bestandteile an der jungen Pflanze nacheinander folgen. Am ältesten ist das Endblättchen, dann folgt dem Alter nach das erste Paar der Seitenblättchen, ferner das zweite Paar, endlich der Blattstiel.

Einen ähnlichen Vorgang der Entwicklung der ersten Blätter an der jungen Pflanze sehen wir an der gemeinen Erdbeere (Fragaria vesca, Fig. 193). Bei dem einjährigen Papaver Rhoeas (Fig. 193) sind die zwei ersten, nach den Keimblättern hervorkommenden Laubblätter einfach, ziemlich fleischig, nervenlos und den Keimblättern sehr ähnlich (*l'*). Ihnen folgen bereits fast normal ausgeschnittene Blätter (*l''*, *l'''*). Ähnlich auffallend in der Gestalt abweichende Blätter des ersten Blattpaares zeigt die oben erwähnte *Cenia* (Fig. 192). Nach diesen Blättern folgen aber schon geteilte Blätter.

Das erste Blatt von *Platanus orientalis* (Fig. 192) und *Liriodendron tulipifera* unterscheidet sich durch seine Einfachheit ebenfalls bedeutend von den Blättern an den vollkommen ausgebildeten Zweigen. Die Gestaltung dieser ersten Blätter weist auf die ursprüngliche Form hin, aus welcher sich die Zweigblätter entwickelt haben. Es pflegen dies also atavistische

Formen zu sein, welche sich an den Blättern der Keimpflanze zeigen. Bei *Fagus silvatica* z. B. sind bisweilen die ersten Blätter tief gezähnt, ebenso bei *Juglans regia*, obzwar die Blätter an den Zweigen ganzrandig vorkommen. Interessant ist, dass in der Tat die Mehrzahl der verwandten Arten beider genannten Gattungen gezähnte oder gelappte Blätter aufweisen. Dieser Blattatavismus zeigt sich manchmal auch an den jungen sterilen Stamm- oder Wurzelschösslingen.

Es geschieht häufig, dass nach den Keimblättern am Stengel zuerst nichtgrüne Schuppen in verschiedener Anzahl entstehen, bevor sich die ersten spreitentragenden, grünen Blätter entwickeln. Ein Beispiel haben wir am *Cinnamomum zeylanicum* (Fig. 192), an *Ochna multiflora* und *Aristolochia Clematitis*. Die Art der Blattentwicklung erinnert sehr an die Monokotylen, wo sie im Gegenteil fast die Regel bildet.

Auch die Stellung der ersten Blätter pflegt manchmal verschieden zu sein von jener, wie wir dieselbe an vollkommen ausgebildeten Pflanzen vorfinden. Es kommt nämlich häufig vor, dass die ersten Blätter gegenständig (in einem oder mehreren Paaren) sind, während sie später an der Achse durchweg abwechselnd gestellt vorkommen. Dies ist die allgemeine Regel bei *Salix* und *Populus* (Fig. 192), welcher Umstand als Charaktermerkmal der ganzen Familie hervorgehoben werden könnte. In ähnlicher Weise finden wir dies bei der Gattung *Linum* (Fig. 192), wo ausserdem die ersten gepaarten Blätter dicht an der Basis der Achse hinter den Keimblättern stehen, während die folgenden, wechselständigen sich höher auf der verlängerten Achse befinden. Die Keimpflanzen der Gattung *Quercus* zeigen sehr häufig die ersten Laubblätter in 2–5-blättrige Quirle gestellt. Die übrigen stehen aber schon spiralig. Auch bei der keimenden *Fagus silvatica* sind die ersten Laubblätter gegenständig; die Keimblätter sind hier gross, den Laubblättern vollständig unähnlich, lederig, von aussen sattgrün, unterseits ganz weiss, halbkreisförmig und sitzend.

Das Hypokotyl ist gewöhnlich bedeutend und deutlich entwickelt, ja oft erreicht es eine beträchtliche Länge, wodurch die Pflanze ein eigentümliches Aussehen erhält, so z. B. bei *Cardamine graeca*. Nur manchmal ist es bedeutend verkürzt (*Cinnamomum zeylanicum*, *Tropaeolum**). Bei *Leucodendron argenteum* befinden sich an der Grenze zwischen dem Hypokotyl und der Wurzel besondere Auswüchse in der Gestalt eines Kragens. Bei *Tribulus terrestris* ist die Basis des Hypokotyls trichterförmig verbreitert. Das Hypokotyl pflegt in den meisten Fällen von der Wurzel, in welche dasselbe übergeht, deutlich abgeteilt zu sein. Dieser Unterschied manifestiert sich durch die Dicke und Farbe, dann durch die Wurzelhaare an der Wurzel. Die Stelle, welche die Grenze zwischen der Wurzel und dem Hypokotyl bildet, bezeichnet Klebs als »Wurzelhals« (collum).

*) *Ochna multiflora* geht unmittelbar unter den Keimblättern in die Wurzel über, so dass ein Hypokotyl gar nicht differenziert ist. Es scheint, dass überall dort, wo der Same unter der Erde keimt, das Hypokotyl schwach entwickelt vorkommt.

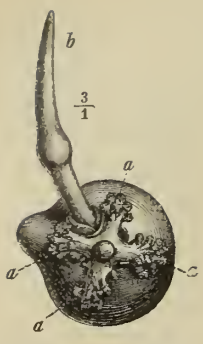


Fig. 194. Keimender Same von **Euryale ferox**. a) Auswüchse am Hypokotyl; b) erstes Blatt. (Engl. Fam.)

Nicht selten finden wir aber auch Beispiele, wo der Übergang des Hypokotyls in die Hauptwurzel so allmählich erfolgt, dass wir eigentlich nicht wissen, wo das Hypokotyl endet und die Wurzel beginnt. Ein Beispiel haben wir an fast allen Koniferen, an den Gattungen *Gnetum* und *Verbascum*, dann an *Reseda lutea* u. a. Fast durchweg (was übrigens aus dem Vorhergesagten folgt) ist die Wurzel exogenen Ursprungs auf dem Hypokotyl, nur bei *Cinnamomum zeylanicum* entsteht sie endogen, so dass hier auch die deutliche, scheidenartige Coleorhiza entwickelt ist (Fig. 192). Es ist mir aber nicht bekannt, ob unter den Dikotylen diese Fälle häufiger vorkommen. Bei den Monokotylen ist indessen die endogene Entwicklung der Wurzel häufiger.

Wenn die Pflanze alt zu werden beginnt, so kommen bei den Perennen fast immer aus dem Hypokotyl endogen in grosser Menge Adventivwurzeln hervor, durch deren Verkürzung (infolge der Verkürzung des Gewebes) auch das Hypokotyl in die Erde hineingezogen wird. Bei den Bäumen, Sträuchern und einjährigen Pflanzen bleibt jedoch das Hypokotyl das ganze Leben der Pflanze über nackt ober der Erde.

Bei einigen *Nymphaeaceen* (Fig. 192, 194) bilden sich dort, wo das Hypokotyl in die Wurzel übergeht, besondere dekorative Auswüchse in der Anzahl von 2 oder 4. Ob diese Organe eine biologische Funktion haben, ist bisher nicht erforscht worden.

Dort, wo die Pflanze unterirdische Knollen bildet, entstehen dieselben in vielen Fällen aus dem Hypokotyl. Schon oben haben wir einige diesbezügliche Beispiele (*Eranthis* u. a.) angeführt und einige andere werden wir noch bei den pseudomonokotylen Typen besprechen. Hier führen wir lediglich als Beispiel *Myrmecodia* sp. an, welche in dieser Beziehung Treub (Annales de Buitenzorg, 3) studiert hat und deren Entwicklung ich selbst Gelegenheit hatte zu verfolgen. Die keimende Pflanze (Fig. 13, Taf. IV) steckt eine Zeitlang mit den Kotyledonen im Endosperm. Allein nach der Aussaugung des Endosperms fällt die Samenschale ab und die Keimblätter breiten sich aus, werden grün und halten eine Zeit hindurch aus. Nach denselben bilden sich mehrere grüne Blätter in einer Rosette. Bereits im ersten Stadium des Keimens nimmt das Hypokotyl bedeutend an Umfang zu, bis es sich endlich in eine kugelige, grosse Knolle verwandelt, aus welcher mehrere Wurzeln hervorkommen, mit welchen die Pflanze sich epiphytisch an dem Substrate festmacht. In dieser Knolle bilden sich bekanntlich Höhlungen und zu denselben eine Öffnung von aussen, durch welche die Ameisen Zutritt haben, die in jenen Höhlungen ihre Wohnsitze aufschlagen.

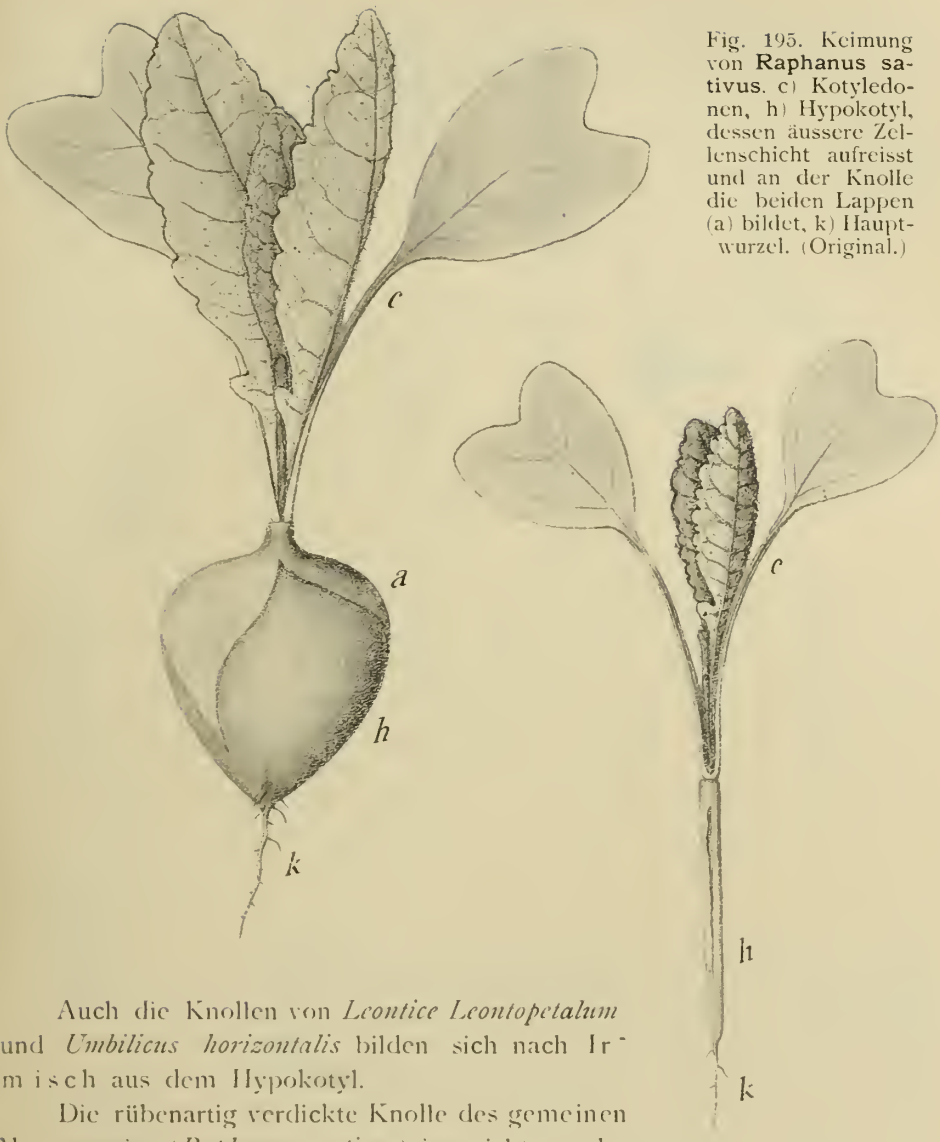


Fig. 195. Keimung von **Raphanus sativus**. c) Kotyledonen, h) Hypokotyl, dessen äussere Zellenschicht aufreisst und an der Knolle die beiden Lappen (a) bildet, k) Hauptwurzel. (Original.)

Auch die Knollen von *Leontice Leontopetalum* und *Umbilicus horizontalis* bilden sich nach Irmisch aus dem Hypokotyl.

Die rübenartig verdickte Knolle des gemeinen Monatsrettigs (*Raphanus sativus*) ist nichts anderes, als ein verdicktes Hypokotyl, wie schon Gaudichaud im Jahre 1835 auseinandergesetzt und durch zahlreiche Abbildungen veranschaulicht hat. Das Hypokotyl ist hier bei der jungen Pflanze (Fig. 195) lang, glatt, walzenförmig (*h*) und mit einer kurzen Wurzel unten abgeschlossen. Bei Beobachtung des ferneren Wachstums ersehen wir, dass sich an dem Hypokotyl zwei Längsrisse zeigen, durch welche der innere, tief scharlachrote Teil des Hypokotyls hindurchschimmert. Schliesslich verdickt sich das ganze Hypokotyl zu einer kugelförmigen Knolle, auf welcher sich oben zwei blasse, schalenförmige Lappen befinden, aus

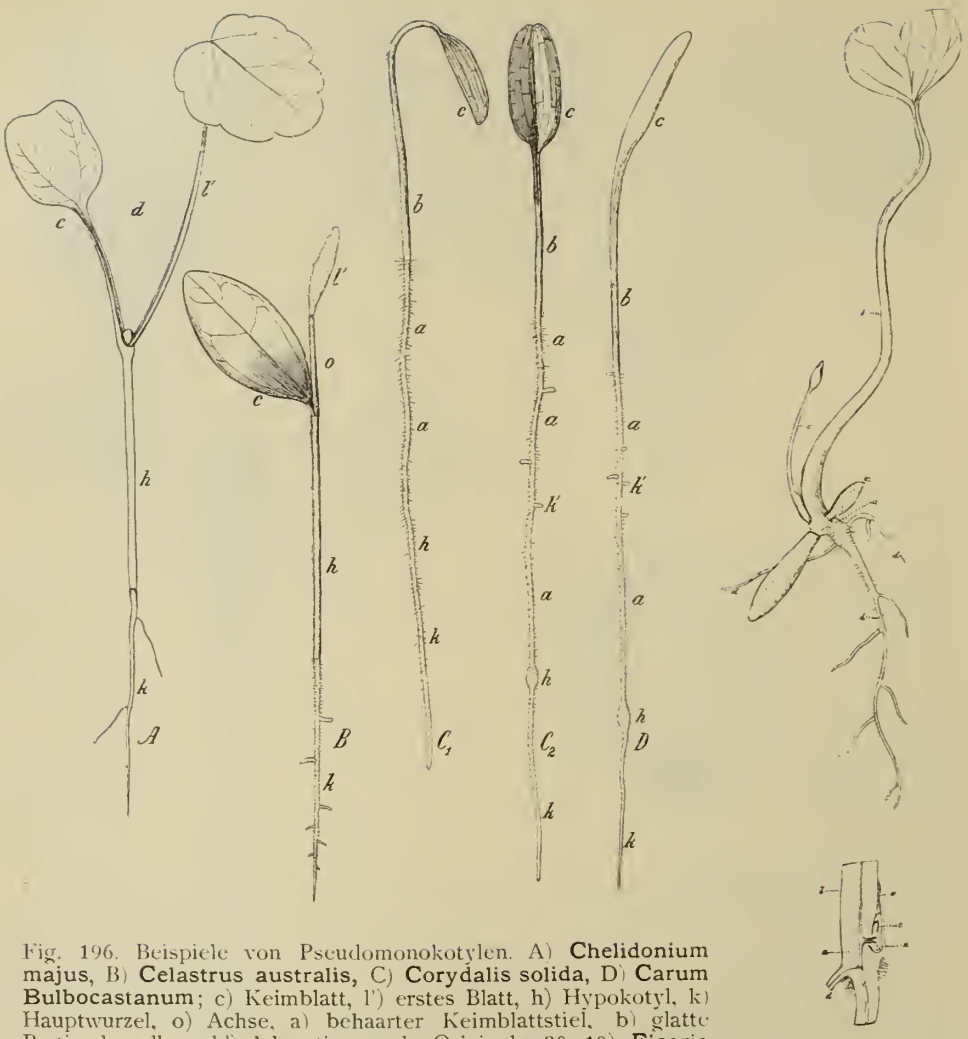


Fig. 196. Beispiele von Pseudomonokotylen. A) **Chelidonium majus**, B) **Celastrus australis**, C) **Corydalis solida**, D) **Carum Bulbocastanum**; c) Keimblatt, l') erstes Blatt, h) Hypokotyl, k) Hauptwurzel, o) Achse, a) behaarter Keimblattstiel, b) glatte Partie desselben, k') Adventivwurzel. (Original.) 30, 19) **Ficaria verna**, b) Keimblatt, c) erstes Blatt, d) Adventivwurzel, h) Hauptwurzel m, n) Wurzelknollen, a) Hypokotyl, v) Scheide des Keimblatts, (19) junges Stadium der Keimpflanze. 10) Keimpflanze von **Carum Bulbocastanum**; f) knolliges Hypokotyl, 20) Adventivwurzel a) Keimblatt, a) Keimblattscheide, b) erstes Blatt, o) Öffnung zur Plumula. (Nach Irmisch.)

denen die rote Knolle herausgetreten ist. Diese Lappen sind aus gleichgestalteten Rindenparenchymzellen zusammengesetzt, welche weder nachwachsen noch sich vergrössern, während der innere, Gefässbündel enthaltende und äusserlich von Pericambium (der roten Schicht) umgebene Teil infolge der Vermehrung des inneren Gewebes stark an Umfang zunimmt, so dass dann notwendigerweise die äussere rindenartige Hülle zerreissen muss.

Eine Erscheinung, die man häufig an Keimpflanzen beobachten kann, ist das einseitige, mechanischen Zwecken (der Stützung bei dem Befestigen der Pflanze in der Erde) dienstbare Dickwerden des Hypokotyls. So etwas ist in der Familie der *Cucurbitaceen* (*Cucurbita Pepo*), bei *Oxybaphus*, *Mirabilis Jalapa* usw. vorhanden.

In den folgenden Zeilen wollen wir die Entwicklung einiger dikotyler Pflanzen darlegen, welche bloss mittels eines einzigen Keimblatts keimen. Hegelmaier hat sie **Pseudomonokotylen** benannt. Es gibt nämlich viele Arten notorisch dikotyler Pflanzen, welche im Keimstadium bloss ein entwickeltes Keimblatt tragen. Von einem zweiten ist keine Spur vorhanden, infolgedessen sich die Plumula an der Basis des Keimblatts seitwärts, etwa so wie bei den Monokotylen befindet. Wenn sich der Embryo im Samen anlegt, so entwickeln sich in der ersten Jugend wirklich zwei kleine Keimblatthöcker, von denen der eine in der Entwicklung zurückbleibt und verkümmert, so dass er auf der Keimpflanze dann nicht mehr erkennbar ist. Es entwickeln sich also solche Embryonen in der Jugend geradeso, wie bei anderen Dikotylen, wodurch sie sich von den wahren Monokotylen wesentlich unterscheiden.

Die gemeine Frühlingspflanze *Ficaria verna* L. aus der Familie der *Ranunculaceen* keimt gleichfalls nur mittels eines Keimblatts, welches langgestielt ist und einen fast stielrunden, nur an der Basis mit einer länglichen Vertiefung versehenen Blattstiel besitzt. Die Spreite des Keimblatts ist grün, verkehrt-herzförmig ausgeschnitten (Fig. 196, b). In der angeführten Vertiefung befindet sich nach Irmisch eine unbedeutende Knospe (19), aus welcher das erste Spreitenblatt (*c*) aufwächst. Schon zeitig bildet sich unter dieser Knospe endogen eine längliche, sehr fleischige und mit Reservestoffen reichlich versehene Knolle (*n*). Dieselbe ist an der Oberfläche mit zarten Wurzelhaaren bewachsen und stellt bloss eine Umänderung der seitlichen Adventivwurzel dar. Manchmal wächst an der Seite noch eine zweite Knolle (*m*), oberhalb welcher sich abermals eine kleine Knospe befindet, welche sich in der Achsel des Keimblatts (*b*) gebildet hat. Beide erwähnten Knollen ruhen den Sommer über samt ihren Knospen bis zum nächsten Frühjahr, wo dann aus den Knospen eine neue Pflanze aufwächst.

An den vollkommen entwickelten und mehrjährigen Pflanzen bilden sich überhaupt ähnliche Knöllchen in grosser Menge und einem jeden derselben entspricht die in der Scheide des Basalblattes verborgene Achselknospe. Wenn die ganze Pflanze im Sommer abstirbt und verschwindet, so bleibt eine Masse walzenförmiger Knöllchen auf und in der Erde liegen, welche an Stelle der Samen zur Aufkeimung im nächsten Frühjahr bestimmt sind. Auf diese Weise vermehrt sich die Pflanze vegetativ in ausgiebigem Masse, was sie aber auch notwendig hat, denn obzwar sie überall reichlich blüht, so gibt es doch nur wenig Gegenden, wo die Samen zur Reife gelangen.

Fig. 197. **Ficaria verna.** Bildung der Achselknollen, n) die Stelle, wo die Knolle abfällt, p) die kleine Achselknospe. (Original.)

In ähnlicher Weise bilden sich an dem Stengel in den Blattachseln kugelige Knöllchen (Fig. 197) und auch diesen entspricht die kleine Achselknospe. Diese kleinen Knollen wurden von verschiedenen Autoren verschieden ausgelegt (Oschatz im J. 1848, Payer 1846, German 1852, Clos, Henry u. a.). Es verlohnt sich aber wahrlich nicht, die Unstichhältigkeit einiger der in dieser Beziehung geäusserten Ansichten zu widerlegen, denn es ist über die Massen klar, dass es sich hier um in jeder Beziehung mit den unterirdischen identische Knöllchen d. i. nur verdickte Adventivwurzeln handelt.

Ebenso wie *Ficaria* bilden auch mehrere andere Arten der Gattung *Ranunculus (R. illyricus, R. millefoliatus* etc.*)* ganz ähnlich organisierte Knöllchen.

Die Samen unserer im Frühling zur Blüte gelangenden Hainpflanzen *Corydalis solida, fabacea* und *cava* reifen bereits im Mai, wo sie aus den Kapseln herausfallen. Die vollständige Entwicklung des Embryos in dem abgefallenen Samen erfolgt aber noch nachträglich im Verlaufe des Sommers und kommt erst im Herbste zum Abschluss. Im Frühling des nächsten Jahres keimen diese Samen und zwar ziemlich häufig, denn in der Nähe der alten, blühenden Pflanzen finden wir in der Regel zahlreiche, aufgekeimte junge Pflanzen. Schon Bischoff hat im J. 1832 die Keimung und Knollenbildung dieser Pflanzen beschrieben und abgebildet und darauf aufmerksam gemacht, dass sich auf dem Embryo bloss ein Keimblatt bildet. Dieses Keimblatt (Fig. 196) kommt über die Erde empor und hat die Gestalt eines länglich-elliptischen, grünen, lang und dünn gestielten Blatts. Auf dem fadenförmigen, in die Erde eingesenkten Teile bildet sich noch in demselben Sommer eine kleine, kugelförmige Knolle. Oberhalb derselben können wir eine kleine Spalte oder Ritze (Fig. 198, 48 *a*) bemerken, in welcher die unbedeutende Knospe für das nächste Jahr verborgen ist (49 *b*). Diese Knospe ist also der Achsenscheitel des angelegten Embryos und ist derselbe seitwärts an die Basis des Keimblatts gedrückt, wie bei den Monokotylen, weil das zweite Keimblatt nicht zur Entwicklung ge-

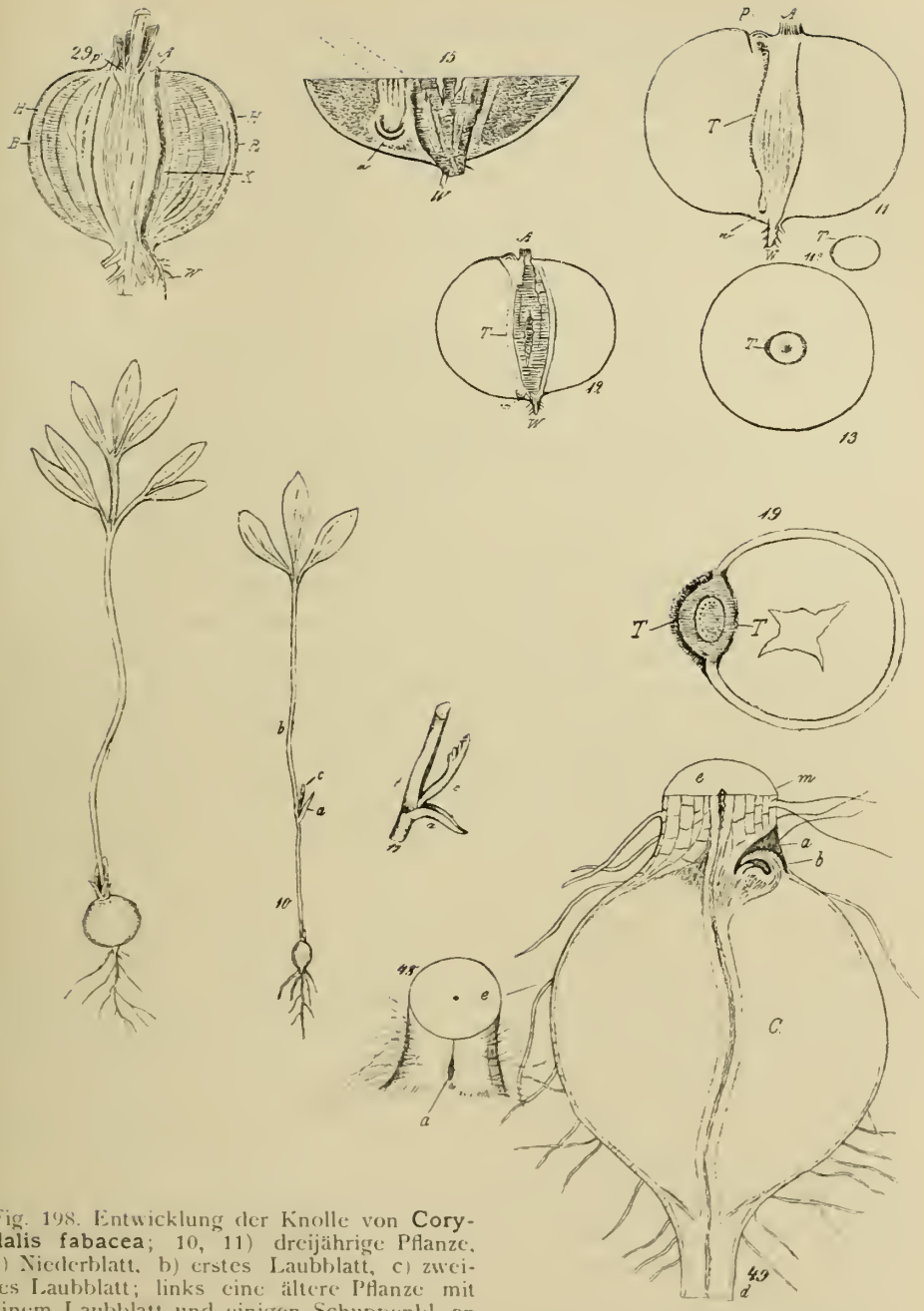


Fig. 198. Entwicklung der Knolle von **Corydalis fabacea**; 10, 11) dreijährige Pflanze, a) Niederblatt, b) erstes Laubblatt, c) zweites Laubblatt; links eine ältere Pflanze mit einem Laubblatt und einigen Schuppenbl. an der Knolle; 11, 12, 13, 15, 19) Entwicklung der neuen Knolle, A) alter Stengel, p) Erneuerungsknospe, T) neu entstehender Cambiumring, w) neue Adventivwurzel, 29) Längsschnitt durch die Knolle, p') Erneuerungsknospe in der Achsel der Schuppe an der Stengelbasis, A) Stengel des Vorjahrs, H, R) alte Knollenschalen, k) Cambiumring des Vorjahrs, W) Wurzel des Vorjahrs; 48, 49) junge Hypokotylknolle (C), a) Öffnung zur Plumula, e, m) Keimblatt, b) Keimblattscheide, d) Wurzel. (Nach Irmisch.)

langte. Dadurch entspricht der verdickte Teil (*c*) dem Hypokotyl, welches unten in eine wahre Wurzel (*d*) übergeht.

Hier haben wir aber noch einen sehr bemerkenswerten Umstand. Wie ich selbst beobachtet habe und wie auch Irmisch und Hegelmaier anführen, ist das Keimblatt (Fig. 196, *C*, *a*, *b*) geradeso wie die Knolle und die Wurzel gleichmässig mit Wurzelhärchen bewachsen, ja es wachsen aus diesem Blattstiel endogen Seitenwurzeln. Wir haben also hier einen Fall, wo der Blatt- (recte Keimblatt-) stiel sich wie eine wahre Wurzel verhält. Gewiss eine interessante biologische Adaptation.

Es ist ein Verdienst Irmischs, dass er uns eingehend die weitere Entwicklung der Pflanze im Verlaufe der nächsten Jahre nach der Aufkeimung beschrieben und aufgeklärt hat. Aus der Knospe (49 *b*) wachsen im nächsten Jahre einige häutige, der Knolle aufsitzende Schuppen (Fig. 198) und bloss ein gestieltes Blatt mit geteilter Spreite. In der Achsel der dritten Schuppe bildet sich eine Erneuerungsknospe für das nächstfolgende Jahr. Aus dieser wachsen im 3. Jahre abermals einige Schuppen und ein steriles, gestieltes Blatt. Manchmal verlängert sich aber schon in diesem Jahre die Achse, welche die letzte Schuppe oben trägt (10, 11 *a*), dann ein Blatt (*b*) und noch ein zweites, verkümmertes (*c*), zwischen denen sich die verkümmerte Scheitelknospe befindet. Erst im vierten, manchmal im fünften Jahre entwickelt sich diese Scheitelknospe zu einem Blütenstande. Demzufolge ist jeder heuriger Blütenspross als eine Tochterachse des vorjährigen Blütensprosses anzusehen.

Wie entwickelt sich nun die angelegte Knolle in den nächsten Jahren? Bei *Corydalis solida* und *C. fabacea* erfolgt diese Entwicklung in folgender Weise:

Wenn im zweiten Jahre im Frühling die erste, im Blattstiele des Keimblatts verborgene Knospe zu wachsen beginnt (11, *p*), so bemerken wir, dass, anstatt im Cambiumkreise unter der Knospe, in dem Meristemgewebe der Knolle (*T*) eine namhafte Vermehrung einzutreten beginnt, während der übrige Cambiumring nicht weiter zunimmt und so, wie die ganze übrige Knolle langsam abstirbt. Bald nimmt das Wachstum des von der Knospe bis zur Basis der Knolle reichenden Meristemrings so bedeutend zu, dass er eine neue, spindelförmige junge Knolle hervorbringt, welche von der absterbenden alten Knolle eingeschlossen ist. Es bildet sich darin auch ein neuer Cambiumring, welcher nach innen zu neue Gefässbündel produziert und so entsteht eine neue, der vorjährigen ähnliche Knolle. Diese Knolle bildet auch unten eine neue Basalwurzel (15, 11, *w*), welche nach aussen durchbricht und in diesem Jahre als Hauptwurzel fungiert. Gleichzeitig vertrocknet die alte Knolle samt der Wurzel und fällt als zusammengeschrumpfte Schale ab (29). Im folgenden Jahre, wenn sich an der Knolle abermals eine neue Achselknospe gebildet hat (29, *p'*), entwickelt sich unter derselben wieder eine neue Knolle, die alte schält

sich ab (samt der Basalwurzel und der vorjährigen Terminalknospe) und so wiederholt sich dieser Vorgang alle Jahre.

Wir haben also hier ein überaus bemerkenswertes Beispiel der Erneuerung der Reserveknollen, wo die neue Reserveknolle sich nicht neben oder ausser der alten, sondern im Inneren der alten Knolle mit einem neuen Kambialring bildet. Aus demselben Grunde sind die Knollen von *Corydalis solida* und *fabacea* alle Jahre gleich gross und an Umfang nicht zunehmend. Ihre Verstärkung erfolgt in ganz unbedeutendem Masse und zwar nur in dem Verhältnisse, in welchem sich die Erneuerungsknospe mehr oder weniger kräftig angelegt hat.

Einen ganz anderen Entwicklungsprozess machen die Knollen von *Corydalis cava* durch. In der Jugend bildet sich zwar ähnlich wie bei den vorgenannten zwei Arten unter dem einzigen Keimblatt aus dem Hypokotyl eine kugelige Knolle, allein die, diese Knolle abschliessende Knospe wächst in dem nächsten und den folgenden Jahren selbst heran und die Blütenachsen entwickeln sich als Seitenachsen zu dieser Knospe aus der Schuppenachsel derselben. Die Knospe selbst aber verlängert sich niemals in einen Blütenstengel. Die Knolle ist mit einem Cambiumring versehen, welcher alle Jahre gleichmässig arbeitet, so dass die Knolle jahraus, jahrein fortwährend zunimmt und sich vergrössert. Deshalb sind die alten Knollen von *Corydalis cava* oft ungemein gross. Im vorgeschrittenen Alter zerreissen diese Knollen im Inneren, wodurch eine mittlere, grosse Höhlung entsteht. Die Zerreissung des Gewebes erfolgt hier lediglich auf mechanische Weise. Die Seitenwurzeln entstehen an der Knolle alljährlich dort, wo sich der Cambiumring befindet, infolgedessen kommen die alten, abgestorbenen Wurzeln aus einer tieferen Schicht der Knolle hervor, als die neuen, noch lebenden.

Ein sehr belehrendes Beispiel der ernährenden Speicherorgane bieten uns nach Irmisch einige Arten der Gattung *Dicentra*, so z. B. *D. Cucullaria*. Während bei den früher beschriebenen Arten der Gattung *Corydalis* (aus derselben Familie) sich die Pflanze mit einer hypokotylen Knolle versehen hat, speichert *D. Cucullaria* ihre Reservestoffe in fleischigen, fast knollenähnlichen ersten Schuppenblättern auf, welche sich an der Basis der jungen Pflanze bilden.

Auch hier wächst aus dem Samen nur ein einziges Keimblatt (Fig. 199), welches jedoch am Grunde mit den, die junge Knospe (Plumula) umhüllenden Stipularöhrchen versehen ist. Diese Knospe entwickelt vorerst eine sehr fleischige, ovale Schuppe und später dieser gegenüber eine zweite (*a*, *b*). Zwischen denselben wächst dann im zweiten Jahre (16) die junge, oberirdische Pflanze, welche mit einigen, grundständigen häutigen Schüppchen und dann gleich mit dem Laubblatt (*c*) beginnt, welch' letzteres aber noch die Gestalt des Keimblatts hat. An der vollkommen entwickelten und blühenden Pflanze bildet sich dann eine grosse Anzahl ähnlicher fleischiger Schuppen, so dass diese Speicherorgane morphologisch teilweise

Fig. 199. **Dicentra Cucullaria**; 2) Keimpflanze mit dem Kotyledon (d), 10) in der Keimblattscheide sich bildendes erstes Nährblatt (a); 9) älteres Stadium, 16) noch älteres Stadium, b) zweites Nährblatt, c) erstes Laubblatt; rechts entwickelte Pflanze mit zahlreichen fleischigen Nährblättern. (Nach Irmisch.)

den Zwiebeln der Liliaceen, teilweise den Rhizomen einiger Gesneriaceen (Smithiantha u. a.) ähneln. Den fleischigen Schuppen gehen stets einige häutige voran und diese wie jene sitzen auf dem Hauptrhizom oder dessen Zweigen, so dass ein ganzer schuppiger Stock entsteht.

Wenn wir nun beide Kategorien der Reserveorgane bei den Gattungen *Corydalis* und *Dicentra* vergleichen, so sehen wir, wie die Pflanze es trifft, derselben Funktion jedwedes morphologisches Organ anzupassen. So haben wir in derselben Familie bei den nahestehenden Gattungen *Corydalis* und *Dicentra* hypokotyle Knollen, knollenartige Wurzeln (*C. nobilis*) und Zwiebeln. Interessant ist, dass einjährige Arten (*C. capnoides*, *C. glauca*) und die perennierende *C. nobilis* normal mit 2 Kotyledonen keimen.

Auch *Carum Bulbocastanum* keimt mit einem Kotyledon, welcher hier die Gestalt eines grünen, lang-linealen Blättchens (Fig. 196, D, 10) mit einem langen, soliden Blattstiel hat, auf dem an der Basis in einer Vertiefung eine kleine Knospe (10) sitzt. Der Teil unter der Knospe (also das Hypokotyl) verdickt sich schon im ersten Jahre zu einem ellipsoidischen Knöllchen (*f*, h), aus welchem das aus der angedeuteten Terminalknospe aufwachsende junge Pflänzchen im nächsten Jahre die Nahrung entnimmt. Die Knolle verdickt sich in den nächsten Jahren, bis sie die Grösse einer kugeligen Haselnuss erlangt. Es bildet die Keimpflanze hier also ebenso wie bei *Corydalis fabacea, solida* u. s. w. im ersten Jahre nicht mehr als ein Keimblatt, welches allerdings in demselben Jahre zugrunde geht. Eine charakteristische Erscheinung an dem keimenden Bulbocastanum sind die

zahlreichen Wurzelhaare, von denen der Keimblattstiel, solange er in der Erde versenkt ist, bewachsen ist und welche auch das Hypokotyl sowie die eigentliche Wurzel bedecken, so dass das Ganze geradeso aussieht, als ob der Stiel des Keimblatts sich nach unten in eine zusammenhängende, einfache Wurzel verlängern würde. Aber nicht genug daran, ich selbst habe noch ausserdem beobachtet, dass aus dem behaarten Blattstiel auch noch endogene Adventivwurzeln herauswachsen — also Wurzeln aus dem Keimblatt! Dieselbe Beobachtung haben wir auch schon bei der keimenden *Corydalis fabacea* gemacht. Wir werden später auch noch sehen, dass sich auf dieselbe Weise verschiedene unterirdische Rhizome verhalten. Wir ersehen daraus ferner, dass, wenn das Hypokotyl exogen in eine Hauptwurzel auswächst (oder in eine Wurzel sich verlängert), wir dann kein Kriterium haben, nach welchem wir imstande wären zu beurteilen, was der Wurzel und was dem Hypokotyl angehört. Gewöhnlich nehmen wir an, dass jener Teil, welcher Wurzelhaare trägt, die Wurzel ist und der oberhalb der letzteren befindliche, nackte Teil das Hypokotyl darstellt. Wenn wir nun aber wissen, dass jedweder Teil des keimenden Hypokotyls, wenn er nur in die Erde versenkt ist, Wurzelhaare tragen kann, so sind wir mit der Unterscheidung des Hypokotyls zu Ende. Aus demselben Grunde kann auch bei den keimenden Orchideen nicht entschieden werden, ob die erste, mit Härchen bewachsene Knolle ein Hypokotyl oder eine Wurzel ist.

Schliesslich lässt sich die Hauptwurzel weder morphologisch noch anatomisch als besonderes Organ unterscheiden, da sie sich uns in der Tat als blosse Fortsetzung des Hypokotyls zeigt. Nur in jenen Fällen, wo sie endogen aus dem Hypokotyl des, im Samen liegenden Embryos entsteht und wo sie also als besonderes Organ vom Hypokotyl getrennt ist, kann mit Recht von der Wurzel als einem selbständigen Organ die Rede sein. Ich bin jedoch der Meinung, dass in dieser Beziehung noch weitere anatomische und morphologische Beobachtungen angestellt werden sollten.

Die Embryoentwicklung und die Keimung der Gattung Cyclamen geht in ähnlicher Weise vor sich, wie in den eben dargelegten Fällen. Vergleiche hiezu die Abhandlung Gressners (Bot. Zeitg. 1874), sowie die Pax' Bemerkungen in Engl Fam. IV. 1. 5. 115.

Es hat den Anschein, dass die Keimung mittels eines einzigen Keimblatts bei den Dikotylen auch anderwärts ziemlich häufig vorkommt. So ist dieselbe von der Mehrzahl der Arten der Gattung *Pinguicula* bekannt. Maximovič führt an, dass sie bei einigen Arten der Gattung *Senecio* u. s. w. vorhanden ist. Ich selbst kann ein schönes Beispiel dieser Keimung anführen, welches ich bei *Celastrus australis* Harw., dessen Samen ich aus Australien erhielt, beobachtet habe (Fig. 196, *B*). Das Keimblatt ist hier gross, flach, grün und laubartig.

Der Kategorie der Pseudomonokotylen schliessen sich nun solche Dikotylen an, deren Keimblätter normal ungleich gross sind, ja, wo es ankommt, dass eines von denselben bedeutend verkümmert, obzwar

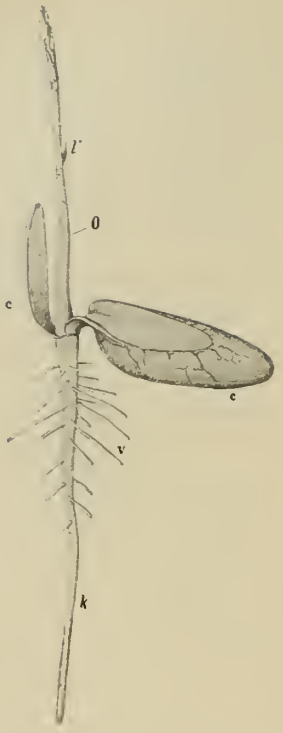


Fig. 200. **Artocarpus sp.** (Java). c) Ungleiche Kotyledonen, o) Achse, l') Niederblatt, v) Nebenwurzeln, k) Hauptwurzel. (Original.)

nicht in dem Masse, wie bei den vorigen. Schon die normal mit zwei gleichen Kotyledonen keimenden Arten bilden manchmal abnorm das eine Keimblatt kleiner als das andere aus. Eine gewöhnliche Erscheinung ist dies bei *Antirrhinum majus* oder bei vielen Arten der Gattung *Solanum*, dann bei *Atropa Belladonna*, *Reseda*, *Cannabis sativa*, *Agrostemma Githago* u. a. Hin und wieder finden wir zwischen den keimenden Samen von *Aristolochia Clematitis* Exemplare, wo ein Keimblatt normal entwickelt, während das andere in Form eines Zähnchens verkümmert ist.

Normal kommen ungleich entwickelte Keimblätter z. B. in der Familie der *Moraceen* vor. Die Gattung *Artocarpus* (Fig. 200) besitzt grosse Samen, bei denen ein Keimblatt sehr umfangreich, fleischig, fast ellipsoidisch ist, während das zweite sich an dasselbe bloss als ein, den Achsenscheitel schliessender Deckel anfügt. Wenn dieser Achsenscheitel keimen soll, so hebt sich das deckelförmige Keimblatt und die, zuerst einige Schuppen und sodann Blätter tragende Achse erhebt sich über die Erde. Durch auffallend ungleich sich entwickelnde Keimblätter tut sich (nach Warming) *Dentaria bulbifera* hervor. Dieselbe treibt über die Erde vorerst bloss ein einziges Keimblatt, welches sich vergrössert und grün wird, während das zweite, viel kleinere, nicht grüne unter der Erde verbleibt. In ähnlicher Weise entwickelt (nach Skrobiszewski) *Stylidium adnatum* ein Keimblatt (das grössere) früher als das andere (kleinere). Auch der *Pachira aquatica* (Bombac.) kommt ein fleischiges Keimblatt und das andere ganz kleine, abfallende (Lunch) zu.

Schon lange ist die eigentümliche Keimungsweise der grossen Früchte der Wasserpflanze *Trapa natans* bekannt (Fig. 12, Tafel V). Aus dem Samen tritt der lange, strickförmige Keimblattstiel (*b*) hervor, während der eine Kotyledon mächtig entwickelt, in der Frucht stecken bleibt und so der Ernährung der jungen Pflanze dienlich ist. Der zweite Kotyledon hat die Gestalt nur eines Zähnchens (*a*). Der einfache Hauptstengel erhebt sich aus der Rinne des grossen Keimblatts, trägt zuerst 4 lineale, häutige Blätter, von denen die ersten zwei gegenständig sind und dann erst folgen die mit Spreiten versehenen, gezähnten, bréiten Laubblätter, welche sich sodann in eine, auf dem Wasser schwimmende Rosette ausbreiten. Aus den Achseln der beiden Keimblätter wachsen aber noch zwei ähnliche

Achsen (*e*) und endlich noch die Serialachsen (*f*), so dass bei der Keimung 4—5 Stengel hervorkommen, welche sich zur Zeit, wo die Pflanze vollständig ausgebildet ist, an der Basis abreissen und frei auf dem Wasser schwimmen. Die Hauptwurzel (*c*) verkümmert frühzeitig und anstatt derselben wachsen aus dem Hypokotyl zahlreiche einfache Adventivwurzeln (*m*), mittelst welcher sich die Pflanze an dem Wasserboden festmacht. Wenn die Stengel sich loslösen und frei im Wasser schwimmen, so entwickeln sie bald Adventivwurzeln, hauptsächlich unter dem ersten Laubblätterpaar (*n*).

Auch in der Familie der *Nyctagineen* sind sehr häufig normal beide Keimblätter ungleich entwickelt, ja eines derselben in Gestalt eines Zähnchens verkümmert (*Abronia* u. a.).

Ausser den angeführten Eigentümlichkeiten, welche an den Keimpflanzen der Dikotylen beobachtet werden können, kommen noch andere Abweichungen vor, welche von mehr oder weniger grosser Bedeutung in morphologischer Beziehung sind.*)

Wir haben schon oben gesehen, dass fleischige Keimblätter der Pflanze als Reserve- und Ernährungsorgane Dienste leisten und dass sie in der Regel in den Samen dort entwickelt sind, wo kein ernährendes Endosperm vorhanden ist. Ausnahmsweise speichert die Pflanze die Reservestoffe im Samen auch in dem Hypokotylteil auf, welcher dann knollenförmig sich verdickt, während die Keimblätter als überflüssige Organe vollkommen verkümmern. In dieser Beziehung haben wir ein schönes Beispiel an den, im Handel unter dem Namen »Para« vorkommenden Nüssen (den Früchten von *Bertholletia excelsa*). Der ölige, massive, in eine harte Testa eingeschlossene Same zeigt beim ersten Blicke keine Embryonalbestandteile und galt derselbe daher früher allgemein als unvollkommen und ungegliedert (siehe Englers Familien, III). Erst Goebel hat darauf aufmerksam gemacht, dass an einem Ende desselben ein ganz kleines, rundliches Plätzchen bemerkbar ist (Fig. 201), in welchem sich zwei schuppenförmige Kotyledonen decken. Noch besser sind diese kleinen Keimblätter auf dem Querschnitte (Fig. 201) sichtbar. Auch die Wurzel am anderen Ende ist ganz unbedeutend angelegt. Hier besteht also der ganze Embryo aus dem knollenartig verdickten Hypokotyl. Bei der Keimung tritt aus dem unteren Ende eine starke, bald sich verzweigende Hauptwurzel hervor, aus dem oberen aber der Spross mit einigen blassen Schuppen (Niederblättern), am Grunde von zwei kleinlichen, schuppenartigen Kotyledonen gestützt (Fig. 201). — Auch die Samen der grossen und sonderbar gestalteten Früchte des exotischen Baumes *Caryocar brasiliense* Camb. sind nach Warming aus einem fleischigen,

*) Goebel macht nur in einer ganz kurzen Bemerkung Erwähnung von der Keimung einer *Sterculia* aus Java, deren Keimblätter angeblich durch ein Internodium von einander entfernt sind. Leider hat er diese Angabe weder näher beschrieben, noch durch eine Abbildung veranschaulicht. Dieser Fall könnte für die Morphologie von Bedeutung sein.

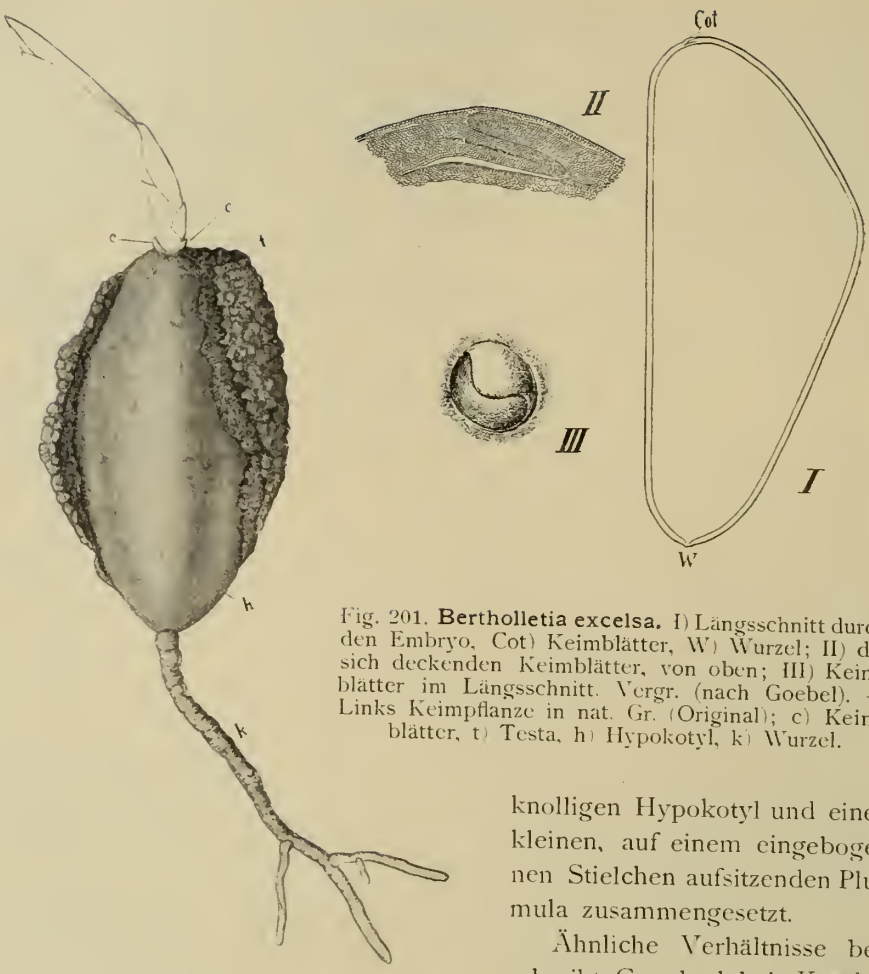


Fig. 201. **Bertholletia excelsa.** I) Längsschnitt durch den Embryo, Cot) Keimblätter, W) Wurzel; II) die sich deckenden Keimblätter, von oben; III) Keimblätter im Längsschnitt. Vergr. (nach Goebel). — Links Keimpflanze in nat. Gr. (Original); c) Keimblätter, t) Testa, h) Hypokotyl, k) Wurzel.

knolligen Hypokotyl und einer kleinen, auf einem eingebogenen Stielchen aufsitzenden Plumula zusammengesetzt.

Ähnliche Verhältnisse beschreibt Goebel bei *Xanthochymus pictorius* Roxb. (Guttiferae). Auch hier sind die Keimblätter als winzige Schüppchen am Ende des knollenförmig verdickten Hypokotyls entwickelt. Bei der Keimung tritt aus dem Samen oberirdisch das knollenförmige Hypokotyl heraus und treibt dasselbe, nachdem es grün geworden, eine kurze Hauptwurzel, welche jedoch bald eingeht. Statt dessen entsteht unter der Terminalknospe eine Adventivwurzel, welche stark wird und eine vertikale Stellung annimmt, gleichsam als ob diese Seitenwurzel selbst die Hauptachse abschliessen würde, welche aus der Knospe zwischen den Keimblättern oberirdisch aufwächst. So gelangt die Hypokotylknolle seitwärts von der keimenden Achse, bis sie schliesslich vertrocknet und abfällt. Die Achse beginnt mit einigen Paaren kleiner Schuppen.

Auch bei *Barringtonia Vriesei*, welche Treub (Annal. de Buitenzorg, 4) beschreibt, hat der Embryo die Gestalt einer ellipsoidischen Knolle, an

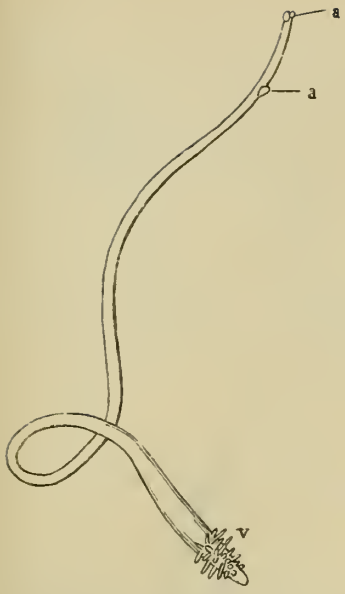


Fig. 202. **Cuscuta lupuliformis**, Keimpflanze. v) Hauptwurzel mit Wurzelhaaren, a) Schüppchen. (Original.)

welcher jedoch die Hauptwurzel nicht einmal zur Anlage und Entwicklung gelangt. Hier fliesst nämlich auch der, das Hypokotyl abschliessende und in abwechselnder Anordnung mit kleinen Schuppen besetzte Achsenteil mit dem Hypokotyl zu einem Ganzen zusammen, welches sich dann zu einer oberirdischen Achse verlängert. Es ist das gerade so, als ob die längliche Knolle an dem oberen Ende einige, von einander abstehende Schüppchen tragen würde. Aus dem Ganzen gewinnt man aber nicht die nötige Klarheit, ob es angeht, die untersten zwei Schüppchen (welche übrigens nicht gegenständig sind) als Keimblätter anzusehen, oder ob die Keimblätter hier überhaupt abortiert sind.

Unvollkommen (wenigstens teilweise) entwickelte Embryone findet man auch bei den *Cuscuta*-Arten. Die Keimpflanze von *Cuscuta* hat die Gestalt eines stielrunden, vollkommen glatten Fädchens (Fig. 202), bei dem ein Ende zu einer Wurzel, das andere zu einer schlingenden, mit unbedeutenden Schuppen (verkümmerten Blättern) entfernt besetzten Achse aufwächst. Von Keimblättern (wenigstens bei unseren einheimischen Arten) findet man keine Spur, weil sie vollständig abortiert sind. Nur bei *C. Epilinum* pflegt manchmal eines von den Keimblättern als Rudiment schwach angedeutet zu sein und bei den Arten *C. compacta* Juss. und *C. chilensis* Ker. zeigen sie sich in der Form von zwei kleinen Schüppchen. Die Hauptwurzel ist zwar stark angelegt und trägt auch kurze Wurzelhaare, sobald jedoch die schlingende Achse sich an dem Wirte fest gemacht hat, stirbt die Wurzel und die ganze untere Pflanzenpartie ab und die Cuscuta lebt dann bloss auf der Wirtpflanze, indem sie die Erde ganz verlässt.

Eine abweichende Keimungsart zeigt sich, was die Wurzel anbelangt auch am *Tropaeolum majus* (Fig. 192). Die Hauptwurzel verlängert und verstärkt sich bei den Dikotylen in der Regel und es entwickeln sich dann aus derselben die Seitenwurzeln. Hier aber (bei Tropaeolum) verkümmert die Hauptwurzel bald und anstatt derselben wächst knapp neben ihr endogen eine Adventivwurzel, welche sich jedoch in die Richtung der Hauptwurzel stellt und auch, was die Länge und Stärke anbelangt, die anderen Adventivwurzeln, welche aus dem sehr kurzen Hypokotyl hervorkommen, übertrifft.

Eine noch grössere Reduktion der Hauptwurzel hat Heinricher an *Drosera capensis* beobachtet. Diese Pflanze treibt aus dem Ende des

längeren Hypokotyls überhaupt keine Hauptwurzel, sondern nur in einem Kranze gestellte Wurzelhaare, mit denen sich die Keimpflanze an dem Substrate festhält. Erst, wenn nach den Keimblättern die ersten Laubblätter zum Vorschein kommen, wächst aus dem Achsenstiel eine starke, lange Adventivwurzel — die einzige Wurzel, welche die Pflanze das ganze Jahr über hervorbringt. Im nächsten Jahre wächst an der verlängerten Achse abermals eine ähnliche Wurzel. Überhaupt zeichnen sich alle Droseren durch eine kleine Anzahl und Einfachheit der Wurzeln aus, worauf schon Darwin hingewiesen hat, welcher der Meinung war, dass mit der erwähnten Eigenschaft die Aufnahme animaler Nahrung durch die Blätter in Verbindung steht. Gerade so, wie *D. capensis* keimt auch *D. rotundifolia*, wie ich selbst zu beobachten Gelegenheit hatte.

b) Die Keimung der Monokotylen.

Die Gestalt der keimenden Monokotylen weicht von jener der Dikotylen erheblich ab, obzwar im wesentlichen die Entstehung des Embryos in gleicher Weise wie bei den Dikotylen erfolgt. Die Ursache dieser abweichenden Gestaltung beruht hauptsächlich darin, dass infolge der Verschiebung der Plumula auf die Seite des Embryos ein Keimblatt sich stark entwickelt hat, welchem vornehmlich zwei Funktionen zugewiesen sind: 1. die Aufgabe, die Nahrungsstoffe aus dem Endosperm aufzusaugen, oder durch selbständige Assimilation die junge Pflanze zu nähren; 2. das Bestreben, die junge Knospe (Plumula) in einer eigens dazu geschaffenen Scheide zu schützen. Diese zweite Funktion ist bei allen Monokotylen ohne Ausnahme allgemein und hat die scheidenförmige Ausbildung wenigstens eines Teils des Keimblatts zur Folge. Bei den Dikotylen ist die Plumula in dem, die beiden Keimblätter zusammenschliessenden Winkel (oder in der so gebildeten Höhlung) genügend gesichert. Allein schon in den Fällen, wo, wie wir bereits erfahren haben, sich ausnahmsweise nur ein einziges Keimblatt bildet (*Corydalis* u. a.), gelangt an der Basis gleichfalls eine Scheide zur Ausbildung, in welcher sich die Plumula verbirgt — also gerade so, wie bei den Monokotylen. Wenn wir z. B. die keimende *Paris* mit *Dicentra Cucullaria* vergleichen, so sehen wir, dass hier fast gar kein Unterschied vorhanden ist.

Was die oben erwähnte erste Funktion anbelangt, so verhalten sich die Keimblätter hier ähnlich wie bei den Dikotylen, nur mit dem Unterschiede, dass überall dort, wo sich in dem Samen ein nährendes Endosperm befindet, das Keimblatt ein eigenes Anhängsel bildet, welches in dem, von diesem Anhängsel ausgesaugten Endosperm steckt (Haustorium). Die Scheide und das unter derselben verschieden lang entwickelte Hypokotyl hängt mittels eines eigenen Stieles zusammen, welcher Mittelstück genannt wird. Auch dieses Mittelstück ist, was dessen Länge anbe-

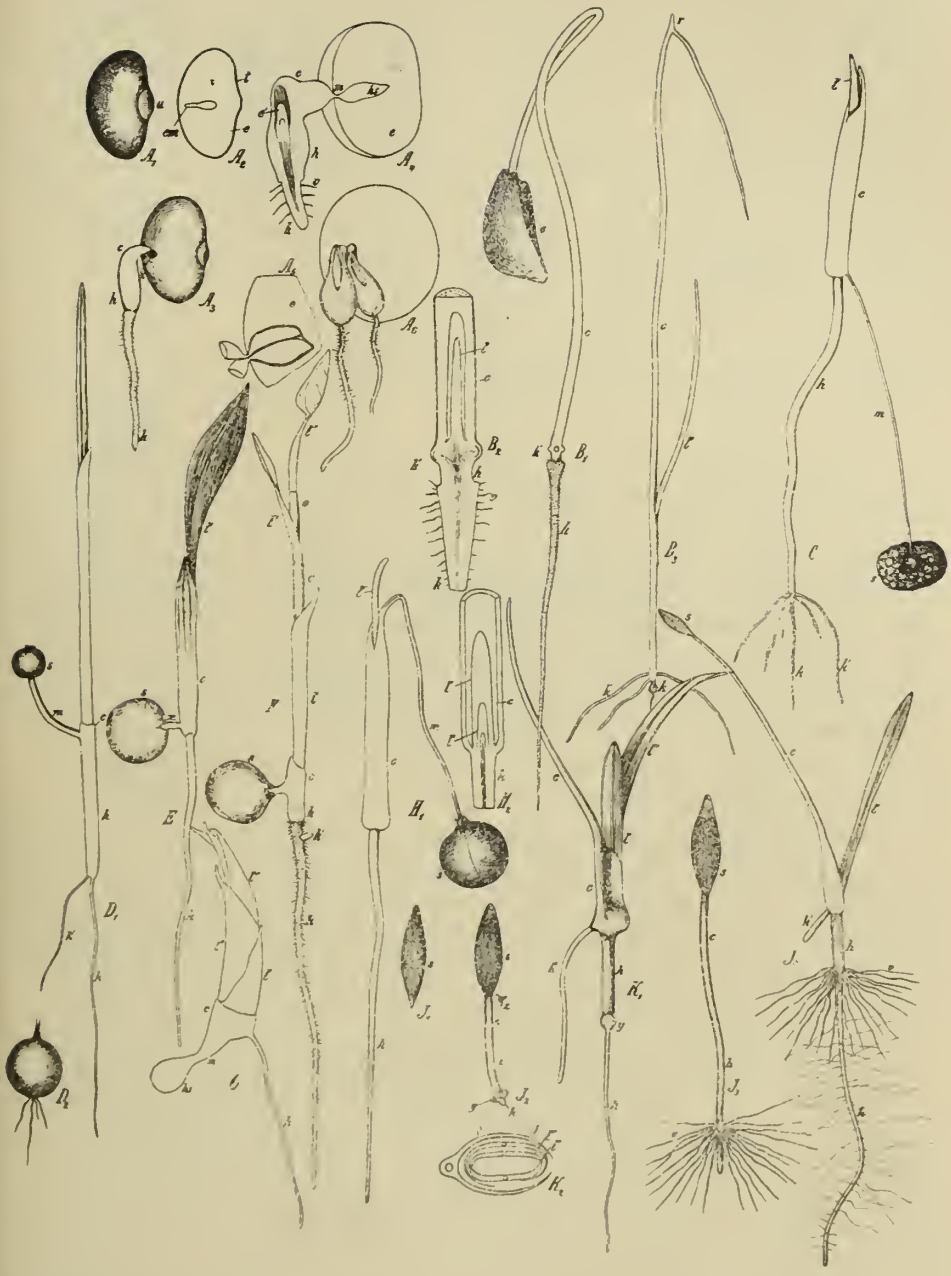


Fig. 203. Keimung der Monokotylen. A) Polygonatum officinale, B) Allium fistulosum, C) Tradescantia virginiana, D) Crocus vernus, E) Gloriosa superba, F) Smilax aspera, G) Pandanus polycephalus Lm., H) Nolina longifolia Eng., K) Alisma Plantago, J) Typha latifolia. k) Hauptwurzel, v) Wurzelhaare, k') Adventivwurzel, c) Kotyledon, f, f' ...) Blätter, o) Achse, h) Hypokotyl, m) Mittelstück, s) Same, em) Embryo, e) Endosperm, t) Testa, hs) Haustorium, c') Plumula, u) Hilum, z) Deckel, r) Auswuchs am Kotyledon, y) verdickter Ring, aus welchem die Wurzelhaare auswachsen. (Original.

langt, verschieden entwickelt, ja, es kommen Fälle vor, wo es gänzlich verschwindet, wie z. B. regelmässig bei den Gramineen. Das Mittelstück und Haustorium sind die Charaktermerkmale, durch welche sich die Mehrzahl der Monokotylen von den Dikotylen unterscheidet. Wenn im Samen das Endosperm vorhanden ist, so gelangt auch das Mittelstück und Haustorium nicht zur Ausbildung; in einem solchen Falle keimt der Kotyledon aus dem Samen samt dem Hypokotyl im ganzen, wird grün und ernährt selbst die junge Pflanze in ihrer ersten Vegetationszeit. Im entgegengesetzten Falle ist entweder das Keimblatt oder das Hypokotyl zu einem Reserveorgan verdickt.

Das Gesagte wird uns an einigen Beispielen am besten klar werden. Zuerst werden wir einige Beispiele endospermloser Monokotylen anführen.

Die einfachste Gestalt zeigt uns der Embryo und die Keimpflanze der Gattung *Aponogeton* (Fig. 7—8, Taf. IV). Hier ist das Keimblatt stark knollig verdickt *(c)* und dient dasselbe als Ernährungsorgan statt des Eiweisses. Seitwärts an der Keimblattbasis befindet sich die kleine Plumula *(p)*, welche frühzeitig beim Keimen zu einem langen, linealen, grünen Blatt emporwächst *(l')*, in dessen scheidenförmiger Basis sich das zweite Blatt *(l")* u. s. w. entwickelt. Unter dem Keimblatt, an dessen Grunde, wächst endogen die Hauptwurzel *(k)*, später aber unterhalb des ersten Blattes die endogene Adventivwurzel *(k')* und dann gleich neben derselben mehrere ähnliche Wurzeln.

Einfache Keimungsverhältnisse finden wir auch bei den endospermlosen Gattungen der *Alismaceen*.

Ein Beispiel hiezu kann uns die gemeine *Alisma Plantago* (Fig. 203, *K*) darstellen. Hier ist nur die scheidige Keimblattbasis breiter und die ersten Laubblätter *(l', l")* stellen sich merkwürdigerweise seitwärts zu dem Keimblatt *(K_2)*, wobei das jüngere Laubblatt von dem älteren umfasst wird. Diese Stellung ist von grosser Bedeutung für die Beurteilung des Embryos und der Keimung bei den Gramineen, wie wir noch hören werden.

Bemerkenswerte Keimungsverhältnisse finden wir bei der Familie der *Potamogetonaceen*, welche bekanntlich insgesamt zu den Wasserpflanzen angehören und ausser einigen morphologischen Eigentümlichkeiten in den Vegetativ- und Blütenorganen auch durch die Gestaltung ihrer Embryonen sich hervortun. Im Samen dieser Pflanzen bildet sich ebenfalls kein Eiweiss, dagegen speichern sich im Hypokotyl und teilweise auch im Keimblatt Reservestoffe auf, wodurch sowohl dieses wie jenes zugleich zu Nährorganen der Keimpflanze werden. So ist z. B. bei der Gattung *Zannichellia* (Fig. 204) nach Wille der Embryo von walzenförmiger Gestalt und an demselben der obere Teil als Keimblatt deutlich unterscheidbar, während der untere das Hypokotyl darstellt. Wenn die Pflanze keimt, so strecken sich alle diese Teile und die verkümmerte Wurzel ist dann von dem Hypokotyl durch einen Kranz von Wurzelhaaren wie bei Typha getrennt.

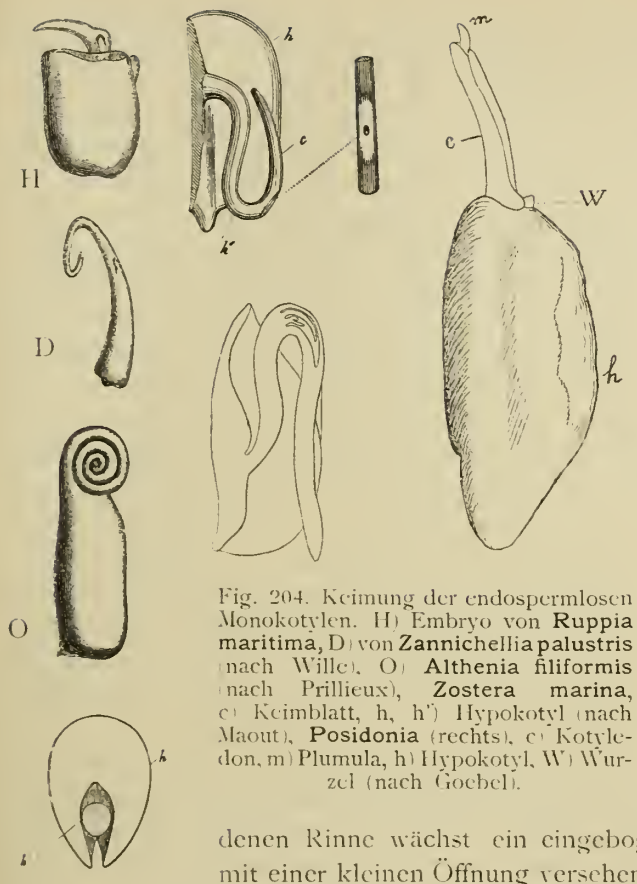


Fig. 204. Keimung der endospermlosen Monokotylen. H) Embryo von **Ruppia maritima**, D) von **Zannichellia palustris** (nach Wille), O) **Althenia filiformis** (nach Prillieux), **Zostera marina**, c) Keimblatt, h, h') Hypokotyl (nach Maout), **Posidonia** (rechts), c) Kotyledon, m) Plumula, h) Hypokotyl, W) Wurzel (nach Goebel).

Nach Goebel trägt bei der Gattung *Posidonia* die Keimpflanze einen knolligen Teil *(h)*, an welchem seitwärts das längliche, scheidige Keimblatt *(c)* sitzt, welches die Plumula *(m)* umhüllt. Unter dem Keimblatt erscheint auf der Seite die Wurzel *(W)*. Einigermassen ähnliche Verhältnisse äussert auch die im Meere lebende Gattung *Zostera* (Fig. 204). Hier sehen wir (nach Hofmeister, Goebel, Decaisne u. Ascherson), dass der Embryo aus einem fleischigen, in der Mitte zusammengelegten Schild besteht; in der so entstandenen Rinne wächst ein eingebogenes, etwa in der Mitte mit einer kleinen Öffnung versehenes Häkchen, aus welchem dann die Plumula hervorkommt. Diesem zufolge ist der obere Teil des Häkchens das Keimblatt *(c)*, der untere das Hypokotyl *(h')* und der schildförmige Teil die verbreiterte Basis des Hypokotyls *(h)*. Die Gattung *Ruppia* (Fig. 204) besitzt nach Wille auch einen ganz eigenartigen Embryo. Derselbe zeigt ebenfalls ein hakenförmiges Keimblatt mit einer Plumula in der seitwärts befindlichen Öffnung. Unter dem Keimblatt jedoch befindet sich ein grosser, knollenförmig abgerundeter Teil, auf welchem, unweit vom Keimblatt, seitwärts das Würzelchen hervorkommt.

Andere Gattungen, so z. B. *Phyllospadix*, keimen (nach Gürke) in ähnlicher Weise wie *Zostera; Cymodocea* (nach Bornet) mehr wie *Ruppia*.

Wenn wir alle diese eigentümlichen Keimungsgebilde vergleichen, so können wir keine andere Erklärung annehmen, als die, dass der verschieden erweiterte und verdickte Teil unter dem Keimblatt das knollig verdickte Hypokotyl ist, welches als Reserveorgan auf dieselbe Weise Dienste leistet, wie wir dies bei Bertholletia kennen gelernt haben.

Mit der Beobachtung und der Auslegung des Keimungsvorgangs der Gattung *Ruppia* haben sich die obengenannten Autoren beschäftigt, sie sind jedoch nicht einig darüber, wo die Hauptwurzel zu suchen sei. Wille

sagt, dass sie sich am Grunde der Knolle an jener Stelle befinde, welche bloss durch eine Gruppe von einigen abweichend gestalteten Zellen angedeutet ist. Goebel und Ascherson jedoch meinen, dass ebenso wie bei *Posidonia*, so auch bei *Ruppia* die Hauptwurzel durch ungleichseitiges Wachstum des Hypokotyls auf die Seite gerückt sei, so dass eigentlich die als Seitenwurzel angesehene Wurzel (*W*) die Hauptwurzel darstelle.

Kehren wir nun noch einmal zur Gattung *Aponogeton* zurück, dessen Keimung wir nach eigener Beobachtung dargestellt haben, die jedoch vordem schon Gegenstand der Forschung einiger anderer Botaniker war. Wir haben da gesehen, dass das »Keimblatt« (*c*) die Gestalt einer ellipsoidischen Knolle hatte, an deren Basis die Plumula wächst, welche das erste hakenförmige Laubblatt (*l'*) bildet. Wenn wir dieses Bild mit den Keimpflanzen der Gattungen *Ruppia*, *Posidonia* und *Cymodocea* vergleichen, so können wir nicht leugnen, dass hier zwischen denselben eine auffallende Übereinstimmung herrscht. Würde man den Keimungsembryo des Aponogeton auf die genannten Gattungen der Potamogetonaceen übertragen, so wäre das »Keimblatt« (*c*) ein verdicktes Hypokotyl, das »Laubblatt« (*l'*) ein Keimblatt, das Blatt (*l''*) soviel, als das erste Laubblatt, die Adventivwurzel (*k'*) würde der Seitenwurzel (*W—br*) gleichkommen und die unter dem Hypokotyl (*c*) hervorkommende Wurzel (*k*) wäre die Hauptwurzel, welche bei den genannten drei Gattungen verkümmert ist. Demnach wäre die von Wille gegebene Darlegung richtig.

Diese Deutung des Embryos der Gattung *Aponogeton* wird noch durch nachstehende Erwägungen unterstützt: *Aponogeton* ist mit der Familie der Potamogetonaceen nahe verwandt; eine solche Keimungsart findet sich ausserhalb dieser Familie nirgends vor; das »Keimblatt« (*c*) bildet an der Basis keine Scheide, was bei keiner Monokotyle vorkommt (die zerrissenen Scheiden, welche Dutailly — siehe auch bei Goebel und in Engl. Fam. — auf seiner Abbildung zeichnet, gehören der Testa an); wenn (*c*) ein Keimblatt wäre, dann hätte der ganze Embryo kein Hypokotyl. Infolgedessen deduziere ich daraus wohl mit Recht, dass der Embryo der Gattung *Aponogeton* so aufgefasst werden muss, wie hier bereits dargelegt worden ist.

Den eben beschriebenen Keimungsgebilden nähern sich mehr oder weniger durch ihre Gestaltung die Keimpflanzen der im Wasser lebenden Familien der *Typhaceen*, *Hydrocharitaceen*, *Butomaceen* und *Juncaginaceen* und unterscheiden sich dieselben im wesentlichen nur dadurch, dass im Samen Eiweiss entwickelt und infolgedessen das Hypokotyl nicht verdickt ist. Das Keimblatt saugt mittels seines Endes das Eiweiss aus, wird dann aber grün und assimiliert. Als Beispiel möge uns hier die Keimung der gemeinen *Typha latifolia* (Fig. 203) dienen. Die Samen sind bei dieser Pflanze ausserordentlich klein ($\mathcal{F}_1$). Beim Keimen fällt zuerst der kleine, spitzige Deckel (*z*) als Teil der Samenschale ab. Durch die so entstandene Öffnung kommt die Hauptwurzel (*k*) mit dem langen Hypokotyl (*h*) heraus. An der Grenze beider befindet sich ein hervorstehender Ring (*y*), aus welchem

später ein Kranz langer Wurzelhaare wächst (*F*3). Im weiteren Stadium wächst aus dem Samen das lange, lineale Keimblatt (*c*), welches am Grunde verbreitert ist und die Plumula enthält. Hieraus entsteht dann das erste, lineale Laubblatt (*l'*). Durch weiteres Wachstum wird das erste Laubblatt flach und mit einem deutlichen Mittelnerv (*F*4) versehen. Zu dieser Zeit ist das Keimblatt (*c*) bereits grün und trägt oben die kleine Samenschale. Unter der Keimblattscheide wächst dann die erste Adventivwurzel (*k'*) hervor.

Nun wollen wir uns weiter mit der Beobachtung der Keimungsgeschichte jener *Monokotylen* beschäftigen, deren Embryo in einem reichlichen Endosperm eingebettet ist, welcher bei der Keimung ein, das Endosperm aussaugendes und durch ein besonderes Mittelstück mit der eigentlichen Keimblattscheide zusammenhängendes Haustorium bildet. So wie bei den Dikotylen, haben wir auch hier sehr mannigfaltige Variationen, nichtsdestoweniger können hier immer dieselben wesentlichen Bestandteile verfolgt werden. Als Beispiele dieser verschiedenen Formen mögen die nachfolgenden dienen:

Als Muster der Keimung, wie sie bei den nächsten *Liliaceen* und deren Verwandten vorkommt, kann uns *Polygonatum officinale* (Fig. 203, A) gelten. In dem reichlich vorhandenen Endosperm ist der gerade Embryo (A_2) eingebettet. Bei der Keimung tritt zuerst die Hauptwurzel hervor, welche das Ende des dicken, aber kurzen Hypokotyls (*h*) bildet. Der Keim tritt an der entgegengesetzten Seite des Hilums hervor, wobei er einen kleinen Deckel (*z*) abwirft. Im Endosperm bleibt das ziemlich grosse, spindelförmige Haustorium (*hs*) stecken, welches bloss mittels einer sehr kurzen, eingeschnürten Verbindung mit dem Keimblatt zusammenhängt. Dieses ist fleischig, walzenförmig, innen hohl und enthält bereits die aus den ersten 3 Blättern zusammengesetzte Plumula (*c'*). Unter der Plumula läuft das Leitgewebe der Gefässbündel in das Hypokotyl und die Wurzel hinab. Die Hauptwurzel (*k*) ist deutlich vom Hypokotyl getrennt und legt sich in der Jugend endogen an, obzwar die Coleorhiza als Scheide nicht deutlich entwickelt ist. Wenn die Pflanze später heranwächst, so entwickelt sie 3 Schuppen, deren Basis sich stark verdickt und somit die ersten Glieder des fleischigen, horizontalen Wurzelstocks bildet. Im ersten Jahre schliesst das Rhizom mit einem oberirdischen, grünen Laubblatt ab. Zu dieser Zeit stirbt die Hauptwurzel ab, an deren Stelle jedoch aus dem Wurzelstock Adventivwurzeln auswachsen. Es soll noch hervorgehoben werden, dass nicht selten in demselben Keimsack zwei Embryonen zur Entwicklung gelangen (A_6), wo dann also der Fall einer Polyembryonie vorliegt. Im entwickelten Samen liegen in diesem Falle zwei Embryonen in der gemeinsamen Höhlung nebeneinander und beide keimen auch durch die gemeinsame Öffnung aus dem Samen (A_5).

An dem eben erwähnten Beispiele müssen wir unsere Aufmerksamkeit drei Momenten zuwenden, welche sich gewöhnlich bei den Monokotylen wiederholen. Erstens sehen wir, dass das Keimblatt mit dem Rücken dem

Samen zugewendet ist, aus dem es seinen Ursprung genommen hat und dass dem Keimblatt gegenüber das erste Blatt und die dann später nachfolgenden eine zweizeilige oder spiralige Stellung (je nach der Art) einnehmen. Zweitens, dass die Hauptwurzel beim weiteren Wachstum der Pflanze abstirbt.

Ausser diesem letzterwähnten Moment gibt es aber bei den Monokotylen verschiedene Abweichungen, wie wir bereits gesehen haben und noch sehen werden. Die Stellung des Keimblatts muss nicht immer derartig sein, wie angedeutet wurde und auch das erste Laubblatt muss nicht dem Keimblatt gegenüberstehen (was wir schon bei Alisma kennen gelernt haben). Was nun die Anlage der Wurzel an der Basis des Hypokotyls anbelangt, so gibt es bei den Monokotylen zahlreiche Variationen. Im ganzen kann jedoch gesagt werden, dass bei der grossen Mehrzahl der Monokotylen die Hauptwurzel sich endogen anlegt. Manchmal fängt sie tief im Hypokotyl an, so dass eine scheidige Coleorhiza an dessen Basis entsteht (insbesondere bei den Gräsern).

Was das Absterben der Hauptwurzel betrifft, so muss hervorgehoben werden, dass diese Eigenschaft bei allen Monokotylen allgemein ist. Statt der Hauptwurzel entwickeln sich frühzeitig Adventivwurzeln (endogen), zum Teil aus dem Hypokotyl, zum Teil aus der Achse und zwar in grosser Anzahl. Die Ursache dieser Erscheinung muss gewiss in dem Umstande gesucht werden, dass fast alle Monokotylen unterirdische Knollen, Zwiebeln oder Rhizome anlegen. Wenn dies eine unterirdische Knolle oder Zwiebel ist, so wird die Hauptachse ungemein stark, obzwar sie sich nicht verlängert. So wird es dann vorteilhafter, wenn aus der breiten Basis der Achse sich ein ganzer Kranz von Adventivwurzeln statt der Hauptwurzel entwickelt. Auch dort, wo sich ein verlängertes Rhizom bildet, ist es für die Pflanze vorteilhafter, wenn sich der ganzen Länge des Rhizoms nach Adventivwurzeln entwickeln (Iris, Polygonatum, Acorus usw.). Ähnliche Verhältnisse finden wir übrigens auch bei den mit Rhizomen versehenen und rasigen Dikotylen.

Bei den Palmen kommt zwar eine verlängerte und gegliederte Achse zustande, allein in der ersten Jugend legen sich die ersten Blätter dicht hintereinander an, was längere Zeit hindurch erfolgt, wobei auch die Achse beträchtlich an Umfang zunimmt und erst, wenn sie diese Dicke erreicht hat, sich zu einem Stamme verlängert. In der ersten Jugend ist also auch hier die Achse dick und dicht beblättert und deshalb mit einer Menge von Adventivwurzeln versehen. Bei den dikotylen Bäumen verlängert sich der Stamm gleich nach der Aufkeimung, so dass die ersten Blätter frühzeitig aus dem Schosse der Keimblätter auf die Achse hinaufsteigen. Der Stamm wird nur allmählich dick und übergeht in gleicher Stärke langsam in die Hauptwurzel, welche sich verzweigt und dem ganzen Baume als mechanische Stütze dient. Dies gilt auch von den Pflanzen,

deren Achse nach der Keimung sich vertikal über die Erde verlängert und mit Blättern besetzt ist.

Interessant ist, dass bei den Monokotylen zugleich mit der Hauptwurzel auch das Hypokotyl abstirbt, wenn es überhaupt zur Entwicklung gelangt ist (siehe z. B. bei Allium Fig. 203, B_3) und wenn es sich nicht zu einer Knolle verdickt (wie z. B. bei Crocus).

Die Gattung *Allium* (Fig. 203, B) stellt uns einen Keimungstypus bei den Liliaceen dar, wo sich weder ein niederliegendes Rhizom, noch eine kugelige Knolle bildet. Der dreieckige Same zeigt äusserlich eine derbe Testa, innerlich ein reichliches Endosperm und in demselben den eingerollten Embryo. Bei der Keimung kommt das lineale und knieförmig umgebogene Keimblatt aus der Erde und wird dasselbe bald grün. Die Hauptwurzel verlängert sich bedeutend, verzweigt sich aber nicht und ist dann von dem kurzen Hypokotyl scharf abgeteilt. Das Mittelstück ist hier von dem Keimblatt nicht besonders differenziert, indem es mit dem letzteren in eins zusammenfliesst. Die Keimblattbasis ist hohl und enthält am Grunde des Kanälchens (B_2) die Plumula mit den ersten Blattanlagen (*l*). Bald nach der Aufkeimung, wenn aus dem Kanälchen das erste lineale Blatt hervorkommt, treiben unter dem Keimblatt die endogenen Adventivwurzeln (*k*) hervor, welche sich im Verlaufe des Wachstums fortwährend vermehren, bis sie endlich unter der Zwiebel den bekannten Wurzelkranz zusammensetzen (siehe das Kapitel über die Wurzeln). Die Hauptwurzel und das Hypokotyl sterben ab (B_3).

Eine sehr sonderbare Erscheinung kann man manchmal an den Keimpflänzchen von *Allium* wahrnehmen, wie es in Fig. 203, B_3 dargestellt ist. In der scharfen Biegung des Keimblatts nämlich wächst manchmal eine stielrunde, grüne Spitze, welche sich in die Richtung des unteren Keimblatteils stellt. Es macht dies den Eindruck, als ob hier das Keimblatt im vertikalen Wachstum fortschreiten wollte, infolgedessen dann das weggeneigte Keimblattende wie ein abgegliedertes Mittelstück erscheint. Goebel beschreibt in seinem Werke (l. c. pag. 596) einen ähnlichen Fall.

Eine einigermassen ähnliche Keimungsart sehen wir bei der mexikanischen *Nolina longifolia* (Fig. 203, H), welche später zu einem stattlichen, beblätterten Stamm aufwächst. Hier ist wieder das Keimblatt lang-scheidenförmig mit einem unbedeutenden Hypokotyl, aber das Mittelstück ist deutlich differenziert und steht dasselbe in Verbindung mit dem Ende der Keimblattscheide.

Die Gattung *Tradescantia* (Fig. 203, C) zeichnet sich gegenüber anderen Monokotylen durch ein ungewöhnlich langes Hypokotyl aus. Das Mittelstück ist hier auch besonders differenziert, beträchtlich lang, von der Gestalt eines dünnen Fadens und schliesst sich dasselbe nicht an das Ende des Keimblatts, sondern an dessen Basis an, wodurch eine eigene Gestaltung des ganzen Keimblatts entsteht.

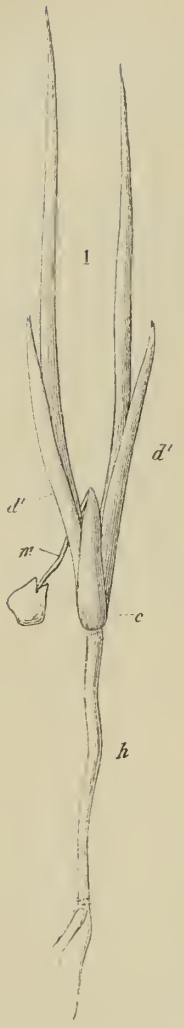


Fig. 205. Keimpflanze von Iris sp.; c) Kotyledon, aus welchem beiderseits zwei Sprosse (d') hervorkommen, m) Mittelstück, h) Hypokotyl. (Nach Velen.)

Auch die Gattung *Iris* hat ein deutlich abgegliedertes Mittelstück und ein mehr oder weniger langes Hypokotyl (Fig. 205). Bei dieser Gattung habe ich mehreremal (zuerst im J. 1887) die Eigentümlichkeit beobachtet, dass das Hypokotyl vertikal abschliessende Keimblatt nicht nur (wie gewöhnlich) auf einer Seite, sondern auch auf der anderen Seite in eine Scheide zerschlitzt war und in beiden Scheiden eine Plumula trug, ferner, dass aus beiden Scheiden zwei Sprosse hervorwuchsen. Hier gibt es also den bemerkenswerten Fall, dass der Kotyledon als selbständiges Terminalblatt erscheint, welches gleichmässig auf beiden Seiten zwei Achsen entstehen lässt. Mit anderen Worten gesagt: zwei Achsen haben hier ein gemeinsames Keimblatt. Man muss sich diesen Vorgang derart erläutern, dass in der ersten Jugend sich auf dem Embryo der Vegetationscheitel nicht nur auf der einen, sondern auch auf der anderen Seite angelegt hat. Die Bedeutung dieser Erscheinung für die Anaphytentheorie wird noch später besprochen werden.

Interessant ist auch der Keimungsprozess bei den Arten der Gattung *Aloë* (Fig. 12, Taf. IV), deren Blätter in zwei abwechselnden Reihen dicht gestellt sind. Hier hat das Keimblatt eine trichterförmige Gestalt und hängt dasselbe ohne ein deutlich hervortretendes Mittelstück eng mit dem Haustorium im Eiweiss zusammen. Aus dem Keimblatt wächst sofort das fleischige, flache Blatt, welches sich zwar wie üblich dem Samen gegenüberstellt, in einigen Fällen jedoch ausnahmsweise auch die seitliche Stellung einnimmt. Nach dem ersten Blatt folgt dann gegenüber ein zweites usw.

Auch *Crocus* (Fig. 203, D) zeigt ein abgegliedertes Mittelstück. Das, das kurze Hypokotyl abschliessende Keimblatt ist scheidenförmig und am Ende gerade abgestutzt (*c*). Aus demselben wächst im ersten Jahre bloss eine häutige Scheide und ein grünes Blatt. Das Hypokotyl verdickt sich hier zu einer erbsengrossen Knolle (D_2), an deren Ende man bloss die Reste des vertrockneten Keimblatts und beider Blätter bemerkt. Dazwischen ist die Terminalknospe für das nächste Jahr, welche im Frühling neuerdings zu einer Knolle aufwächst, so dass immer eine neue Knolle über der alten (zuletzt ausgesaugten) sitzt.

In Fig. 206 ist die Keimung von *Paris quadrifolia* nach Irmisch dargestellt. Hier ist die Eigentümlichkeit, dass das Keimblatt nicht (wie

bei den früheren Beispielen) ein Haustorium und Mittelstück bildet, sondern sich sofort selbst, in Gestalt eines grünen Laubblattes entwickelt, welches mit seinem langen Stiel aus der Erde aufspriesst. Die Spreite dieses Blatts hat eine lanzettförmige Form, steckt in der ersten Jugend im Endosperm, schiebt sich aber später aus dem Samen heraus und wächst dann schnell zu einem flachen Blatt heran. An der Basis ist der Blattstiel durch 2 Öhrchen scheidenförmig verbreitert, in der Scheide aber verbirgt sich die Plumula (29 b, c) für das nächste Jahr. Das Hypokotyl ist ziemlich stark und übergeht langsam in die Hauptwurzel. Aus der Plumula wachsen im nächsten Jahre zwei hintereinander folgende Schuppen und dann wieder ein gestieltes Blatt (36) u. s. w. Diese Keimungsart ist unter den Monokotylen selten, und ich weiss nicht, ob sie sich anderwärts wiederholt. Sie erinnert uns eher an die Keimung der Dikotylen. Die Spreite des Keimblatts verrichtet auch hier im ersten Stadium die Dienste eines Haustoriums.

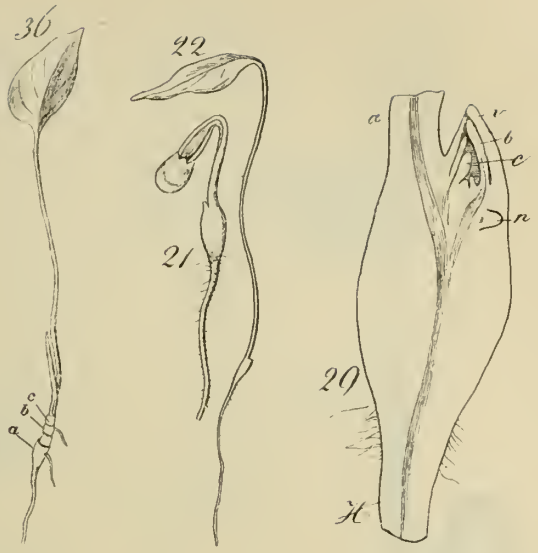


Fig. 206. Keimung von **Paris quadrifolia**; a) Kotyledon mit grüner Spreite, v) dessen Scheide, b, c) erste zwei Schuppen, n) Adventivwurzel. (Nach Irmisch.)

Die Gattungen der Unterfamilie der *Smilaceen* zeichnen sich unter den Liliaceen durch zahlreiche vegetative Eigentümlichkeiten aus, wie wir später noch hören werden; an ihrem Keimungsstadium ist aber im ganzen nichts bemerkenswertes, mit Ausnahme der Gattung *Danaë*. Die Gattung *Smilax* (Fig. 203, F) ist mit einem sehr kurzen Keimblatt versehen, aus welchem noch in demselben Jahre der verlängerte, vertikale Spross aufwächst, welcher zuerst ein basales, dem Kotyledon gegenübergestelltes Niederblatt (*l'*) trägt. Dann folgen schon die Spreitenblätter (*l''*, *l'''*), die jedoch noch keine Ranken an den Blattstielen entwickeln.

Die Gattung *Ruscus* (Fig. 207) verhält sich in ähnlicher Weise. Auch hier sitzt an der Achse zuerst das grundständige Scheidenblatt (*s*), dann folgt ein der ganzen Länge nach nackter, blattloser Stengel (*o*), welcher sich erst am Ende in der bekannten Weise zu verzweigen und in den Achseln der häufigen Bracteen die sogenannten Phyllokladien oder Seitenzweige zu tragen beginnt.

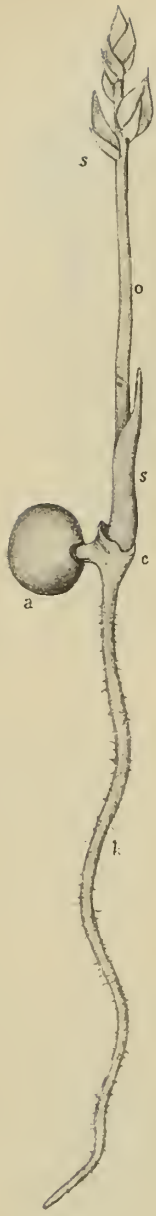


Fig. 207. Keimpflanze von **Ruscus aculeatus**. k) Hauptwurzel, a) Same, c) Kotyledon, s) Niederblatt, s) Hochblatt, f) sogen. Cladodium, o) Achse. (Original.)

Bemerkenswert ist die Entwicklung der jungen Pflanze bei der Gattung *Danaë* (Fig. 399). Hier sehen wir abermals ein ähnliches, schüsselförmiges Keimblatt *(c)*, welchem einige Schuppen *(s)* und zuletzt zwei gestielte, abwechselnd gestellte Laubblätter *(l)* folgen. Die Spreite dieser Blätter ist lanzettlich, grün und von fester Konsistenz und den sogenannten Phyllokladien an der verzweigten Achse in jeder Beziehung ähnlich. Mit diesen Blättern schliesst die Pflanze ihre heurige Saison ab. Im nächsten Jahre schreitet das Wachstum derselben Achse abermals mit der Bildung einiger Schuppen fort und findet dasselbe dann seinen Abschluss mit 2 neuen Laubblättern. Diese Blätter überdauern den Winter. Ihre morphologische Bedeutung wird in dem, die Phyllokladien behandelnden Kapitel besprochen werden.

Alle drei, oben beschriebenen Arten zeichnen sich durch mächtig entwickelte Hauptwurzeln aus, welche lange Zeit ausdauern. Bei der Gattung *Danaë* entwickelt sich dann regelmässig je eine Adventivwurzel unter den beiden Spreitenblättern.

Die Familie der *Dioscoreaceen* (Fig. 208, I.-II.) ist unter allen Monokotylen durch eine Reihe von Eigenschaften ausgezeichnet, welche auf die Dikotylen hinweisen (siehe das Kapitel über die Achse) und wurde bereits auch die Ansicht geäussert, dass sie eigentlich in die Verwandtschaft der Familie der Aristolochiaceen gehören. Auch die Entwicklung des Embryos und der Keimungsvorgang bei den Dioscoreaceen erinnern sehr an die Dikotylen. Namentlich Dutrochet und Beccari und nach ihnen andere Autoren haben behauptet, dass der Embryo auf dem Scheitel einen Vegetationspunkt anlegt, dass aber wie bei Corydalis u. a. durch starkes Wachstum des einen und Verkümmerung des anderen Keimblatts scheinbar ein monokotyler Keim entsteht. Mit diesem Gegenstande hat sich in letzterer Zeit Solms-Laubach speziell befasst und festgestellt, dass sich der Vegetationspunkt zwar hoch, aber doch nicht genau auf dem Scheitel anlegt und dass sich dann nur ein mächtiges Keimblatt entwickelt, von welchem die Plumula noch mehr seitwärts gedrückt wird. Nach der Mitteilung desselben Forschers kommen ähnliche Embryonalverhältnisse auch in der (sonst gar nicht verwandten) Familie der *Commelinaceen* vor.

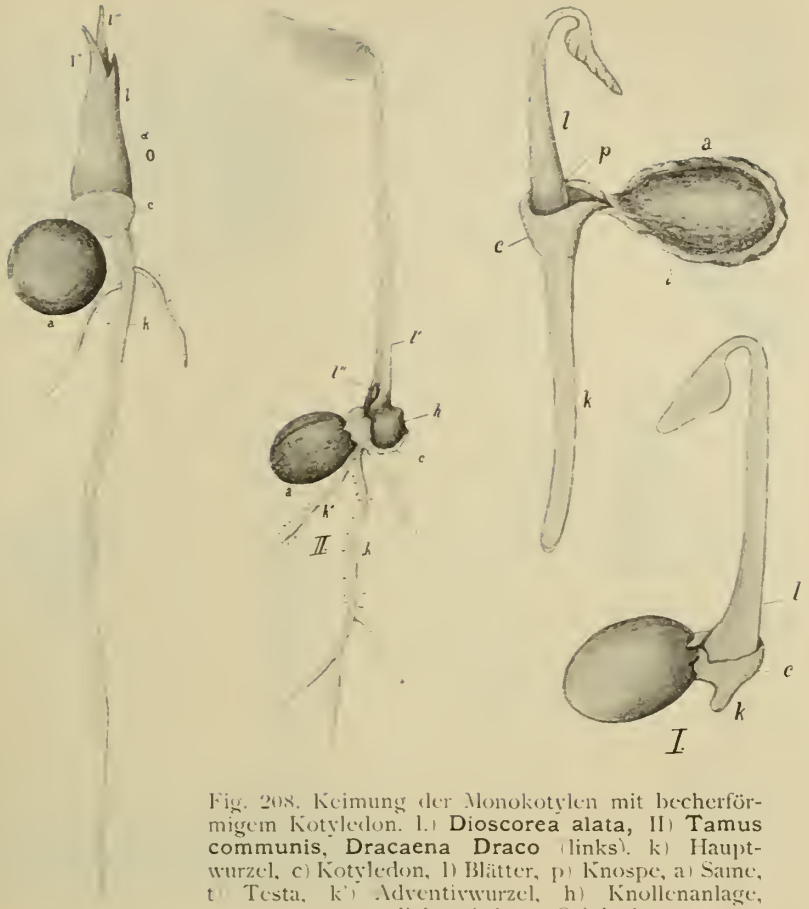
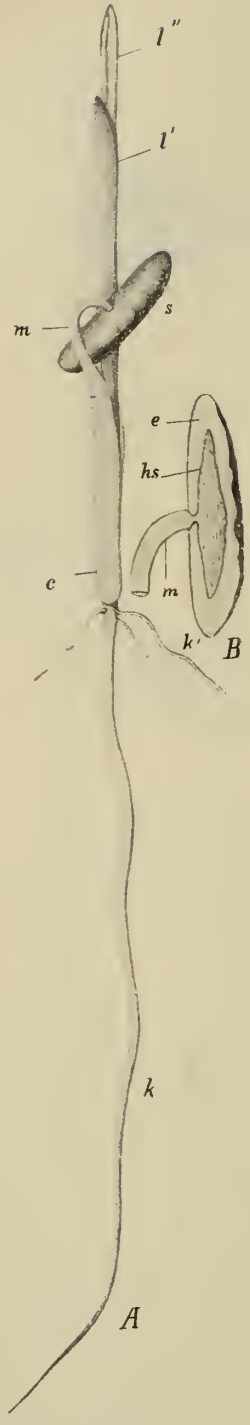


Fig. 208. Keimung der Monokotylen mit becherförmigem Kotyledon. I.) **Dioscorea alata,** II) **Tamus communis, Dracaena Draco** (links). k) Hauptwurzel, c) Kotyledon, l) Blätter, p) Knospe, a) Same, t') Testa, k') Adventivwurzel, h) Knollenanlage, α) verdickte Achse. (Original.)

Uns will es scheinen, dass der Umstand viel wichtiger ist, dass das Keimblatt der Dioscoreaceen nicht scheidenförmig ist — wie dies die Regel zu sein pflegt — sondern die Gestalt einer ziemlich offenen Schüssel hat, in welcher ein wenig seitwärts die Plumula sitzt. Dies erinnert sehr an das Scutellum der Gramineen. Auf unseren Abbildungen stellen wir die Keimung in der ersten Jugendzeit der Gattungen *Tamus* und *Dioscorea* dar. In beiden sehen wir jenes schüsselförmige Keimblatt, aus welchem die Plumula sofort zu einem stattlichen, mit einer breiten Spreite versehenen Laubblatt aufwächst, welches eine normale Stellung gegenüber dem Haustorium einnimmt. Die Samen von Dioscorea pflegen abgeplattet zu sein und enthalten ein Haustorium in Gestalt eines breiten Blattes, in dem auch die Nerven strahlenförmig von der Basis aus verlaufen. Das Hypokotyl ist in diesem Falle eigentlich nicht entwickelt, da aus dem Keimblatt direkt die Hauptwurzel wächst. Bei der Gattung *Tamus* gewahren wir bald, dass der Achsenteil unter dem ersten Blatt sich stark



knollenförmig zu verdicken beginnt, was auch bei vielen Dioscoreen geschieht. So entsteht schliesslich eine grosse Knolle, welche also den ersten Achsengliedern (ohne das Keimblatt) entspricht. Diese Entstehung der Knollen bei den Dioscoreen hat durch seine Beobachtungen Quevas bestätigt. Die Nachrichten, welche wir über die Keimung von *Testudinaria* haben, die bekanntlich eine riesige Knolle besitzt, aus welcher fortwährend lange, dünne, schlingende Stengel hervorkommen, sind ungenügend und erfordern eine sorgsame Revision.

Die grosse Familie der Palmen *(Palmae)* keimt im wesentlichen in gleicher Weise. Das Keimblatt ist durchweg lang scheidenförmig (siehe Fig. 209) mit einem ganz kurzen Hypokotyl und setzt sich exogen in eine lange Hauptwurzel fort. Der Same enthält in der Regel ein mächtig entwickeltes, oft hornartiges Endosperm, in welchem ein grosses Haustorium von häufig spindelförmiger Gestalt eingebettet ist. Das Mittelstück ist immer entwickelt und manchmal ungewöhnlich lang. Bei *Hyphaene* erreicht es die Länge von 40 cm, bei *Cocos* noch mehr und bei *Lodoicea* hat es gar die Gestalt eines 80 cm langen Strickes, welcher mittelst seines Haustoriums einige Jahre hindurch aus dem riesengrossen Samen die Nährstoffe für die junge Pflanze aussaugt. Ich hatte selbst die Gelegenheit, an der Keimpflanze der Gattung *Nipa* zu beobachten, wie das mächtige Haustorium volle drei Jahre die junge Pflanze aus dem Endosperm ernährte. Hiebei geschieht es häufig *(Arenga, Sabal)*, dass das strickförmige Mittelstück über die Erde emporkommt und in der Luft frei mit dem Samen endet, während nebenbei aus dem Keimblatt die ersten Blätter zur Entwicklung gelangen (Fig. 210). In der Regel haben die ersten Blätter die Gestalt von spreitenlosen, der Länge nach aderigen Scheiden, von denen sich die erste stets dem Haustorium oder Keimblatt gegenüberstellt. Bei den mir bekannten Palmen habe ich stets nur eine solche Scheide beobachtet, nur bei *Nipa* gibt es ihrer etliche. Ihnen folgen bereits Spreiten-

Fig. 209. Keimung von **Phoenix dactylifera**. k) Hauptwurzel, k') Nebenwurzeln, c) Kotyledon, m) Mittelstück, hs) Haustorium, e) Endosperm, s) Same, l') Niederblatt, l'') Laubblatt. (Original.)

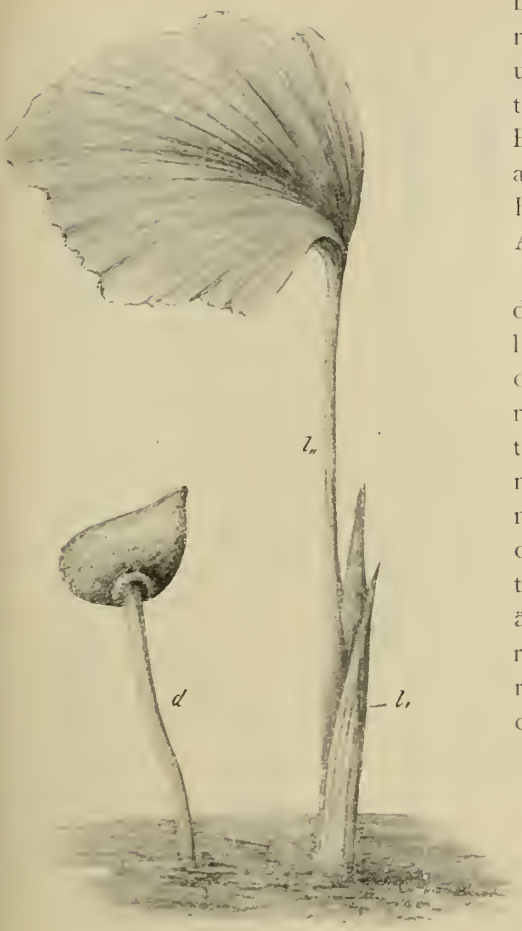


Fig. 210. Keimung von **Arenga saccharifera.** *d* Aus dem Samen tritt ein langes Mittelstück, mit welchem die Pflanze unter der Erde in Verbindung steht, *l'* Niederblatt, *l''* Laubblatt. (Original.

blätter nach. Der Stamm der Palmen verlängert sich lange nicht und bleibt kurz, indem er rosettenförmig mit einer Menge von Blättern besetzt ist, wobei er sehr an Stärke zunimmt. An seiner Basis wachsen dann zahlreiche Adventivwurzeln.

Bevor wir uns nun in die diesfälligen literarischen und sachlichen Details einlassen, welche die Keimung der Gramineen und Cyperaceen betreffen, wollen wir unsere Aufmerksamkeit dem typischen Keimungsvorgang zuwenden, wie sich derselbe zumeist bei den genannten zwei grossen Pflanzenfamilien äussert und welcher so charakteristisch ist, dass sich schon zahlreiche Autoren mit dem Studium desselben eingehend befasst haben. Als Beispiele mögen uns *Zea Mays*, *Secale cereale*, *Panicum miliaceum*, *Carex Grayi*, *Cladium Mariscus* und *Scirpus lacustris* dienen.

Die Frucht (Caryopse) der Gräser, wie an den bildlich dargestellten Beispielen zu ersehen ist (Fig. 211, 213), ist aus einem mächtigen, harten Endosperm zusammengesetzt, auf welchem nur eine schwache, anders gefärbte und mit dem Endosperm vollkommen zusammengewachsene Membran des Perikarps zu sehen ist. Diese Membran (*l*, *b*, *a*) deckt auch den Embryo, welcher seitwärts an dem Endosperm anliegt, so dass er mit dem letzteren nur mit einer Seite — vermittelst eines flachen Schildchens (scutellum) — in Berührung kommt, ein Umstand, auf welchen wir ein besonderes Gewicht legen. Die erwähnte Membran zerreisst beim Keimen auf dem Embryo und säumt in der Gestalt von (gewöhnlich bräunlichen) Schalen den Rand des Scutellums, eventuell des Epiblasts*) ein. Der Embryo

*) Manchmal kann man den ebenfalls einer Schale ähnlichen Epiblast leicht mit der Perikarpmembran verwechseln. Diese letztere hängt aber mit der Oberfläche der Caryopse zusammen, jene mit dem Scutellum.

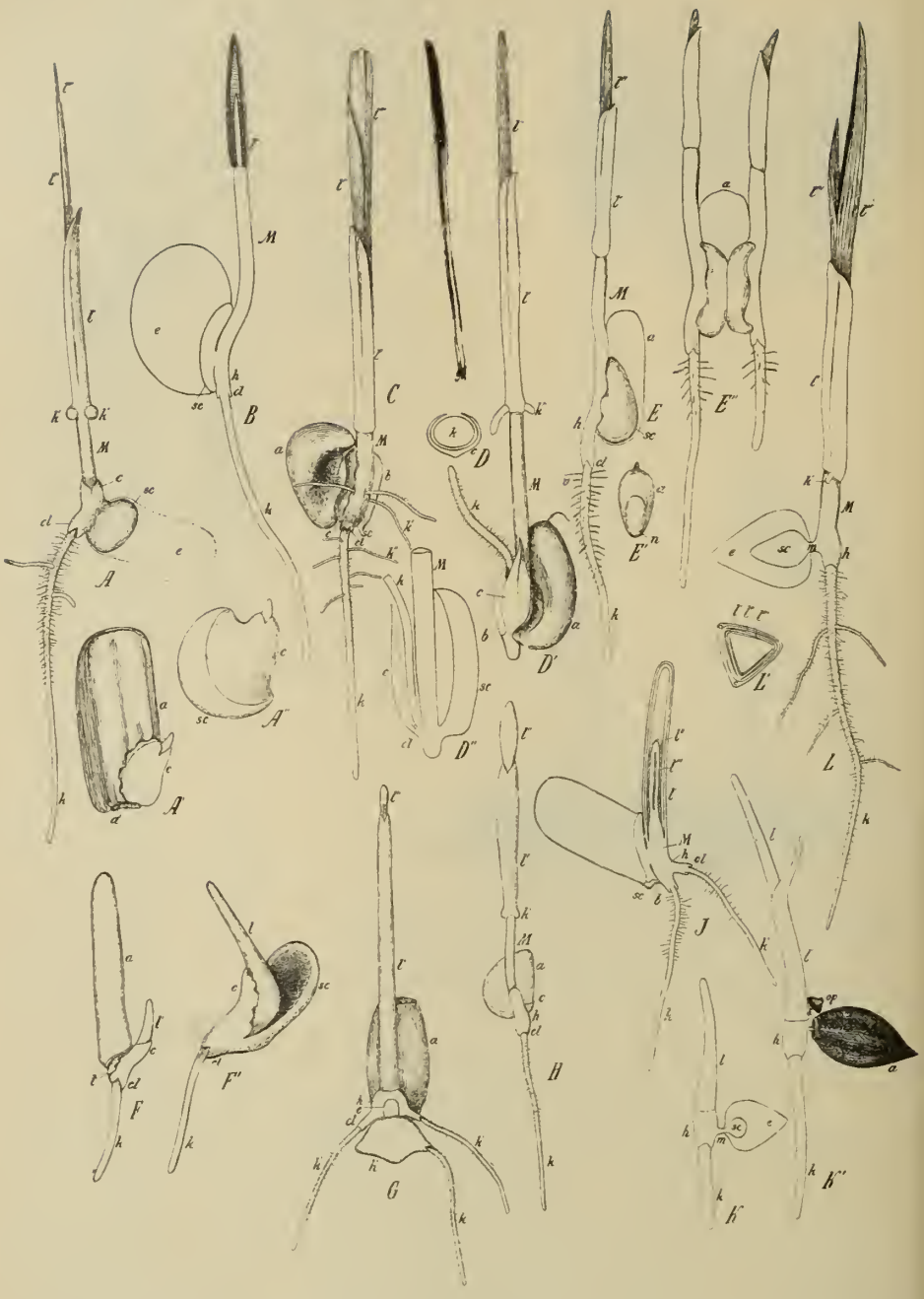


Fig. 211. Keimung der Gramineen und Cyperaceen. A) **Oryza sativa**, B) **Panicum miliaceum**, C) **Zea Mays**, D) **Cornucopiae cyculatum**, E) **Pennisetum villosum**, F) **Stipa pennata**, G) **Aegilops cylindrica**, H) **Briza maxima**, I) **Secale cereale**, K) **Cladium Mariscus**, L) **Carex Grayi**. k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, M) Mesokotyl (Achse), cl) Coleorhiza, sc) Scutellum, l'-l") Blätter, c) Kotyledon, a) Caryopse, e) Endosperm, t, b, a) häutige Schale, op) Operculum. (Original.)

trägt auf der, dem Endosperm zugewendeten Seite eine flache oder ein wenig gewölbte, dicke Scheibe (*sc*), das sogenante Schildchen (Scutellum). Dieses Scutellum fungiert so wie anderwärts das Haustorium, indem es den Nährstoff aus dem Endosperm aussaugt und denselben in die junge Pflanze ableitet. Dieses Haustorium hängt aber mittelst eines besonders verengerten Mittelstückes mit der Keimpflanze nicht zusammen, sondern liegt die letztere enge an ihm an. Die Keimpflanze zeigt in der Regel nur ein unbedeutend entwickeltes Hypokotyl, aus welchem direkt und endogen die Hauptwurzel (*k*) hervorbricht. Das Hypokotyl bildet infolgedessen um die Basis der Wurzel herum eine mehr oder weniger lange Scheide oder die sogenannte Coleorhiza (*cl*). Die Keimpflanze endet oben mittels einer membranösen, spreitenlosen, nicht grünen, stets zweikieligen, mit 2 Nerven versehenen Scheide (*l'*) — der Coleoptile. Nach ihr folgt gewöhnlich schon das normale Blatt mit einer Scheide, Ligula und Spreite — in gegenständiger Position. Die Coleoptile ist stets mit dem Rücken gegen das Scutellum gewendet! Unter der Coleoptile ist ein scharf abgegrenzter Achsenteil, welcher direkt in das Hypokotyl übergeht. Čelakovský hat diesen Teil Mesokotyl genannt. Das Mesokotyl ist bald sehr kurz (Zea, Secale), bald sehr verlängert (Panicum). Die Nebenwurzeln wachsen aus der Hauptwurzel endogen und zwar in verschiedener Anzahl und an verschiedenen Orten. Bei einigen Gramineen kommen frühzeitig Adventivwurzeln entweder aus dem Hypokotyl (Secale, Fig. 213, *B*, *k'*) oder aus dem Mesokotyl (Zea, Fig. 211, *C*, *k'*) hervor. Wenn sie aus dem Hypokotyl treiben, so kommt gleichfalls eine lange Coleorhiza zum Vorschein.

In der Familie der *Cyperaceen* sind die Verhältnisse ähnlich, nur mit dem Unterschiede, dass das Keimpflänzchen durch ein zwar kurzes, aber deutlicheres Mittelstück von dem Haustorium abgeteilt zu sein pflegt. Es gibt hier aber 2 Modifikationen, wie sie Goebel schildert. Bei der Gattung

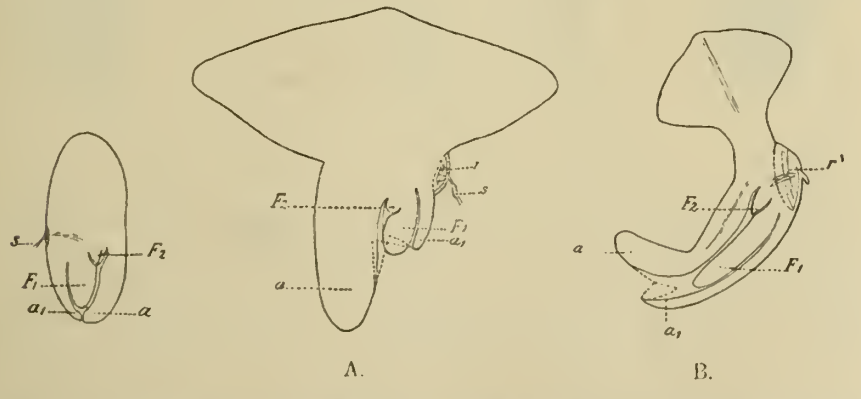


Fig. 212. Keimung der Cyperaceen. A, B) **Scirpus lacustris**, C) **Cyperus decompositus** (links). a, a1) Kotyledonarscheide, F1, F2) erste Blätter, r) Hauptwurzel, s) Embryoträger. (Nach Didrichsen.)

Carex hat der Embryo, welcher ebenfalls seitwärts an das Endosperm sich anlehnt, keine bis dahin entwickelte Scheide (Coleoptile), welche sich erst bei der Keimung selbst entwickelt und ein langes Mesokotyl *(M)* absondert. Die Coleoptile hat eine gleiche Form und Orientierung. Eine zweite bildet sich niemals, sondern es folgen sofort die grünen Blätter (Fig. 211, *L*)

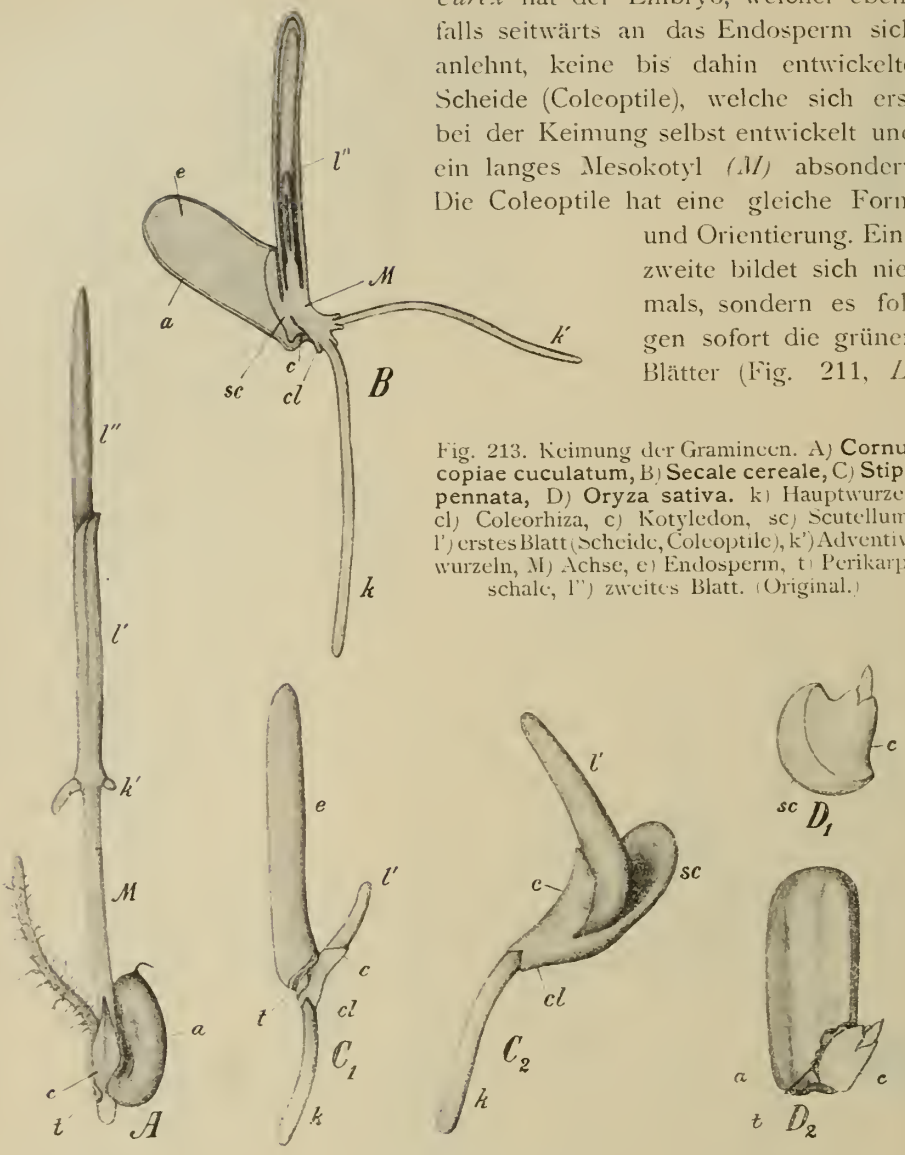


Fig. 213. Keimung der Gramineen. A) **Cornucopiae cuculatum,** B) **Secale cereale,** C) **Stipa pennata,** D) **Oryza sativa.** k) Hauptwurzel, cl) Coleorhiza, c) Kotyledon, sc) Scutellum, l') erstes Blatt (Scheide, Coleoptile), k') Adventivwurzeln, M) Achse, e) Endosperm, t) Perikarpschale, l'') zweites Blatt. (Original.)

nach $^1/_3$. Unter der Coleoptile erscheinen in der Regel frühzeitig Adventivwurzeln (*k'*), während die Hauptwurzel bald abstirbt. Die Coleorhiza ist entweder undeutlich oder schwach entwickelt. Bei *Cladium Mariscus* (Fig. 211, *K*) fällt von der sehr harten Steinfrucht der gleichsam abgeschnittene Deckel ab und die Keimpflanze entwickelt fast kein Mesokotyl, welches mit dem Hypokotyl ein kurzes Glied bildet. Ausserdem verlängert sich die Coleoptile am Ende zu einer grünen Spreite, was auch bei der Gattung *Scirpus* geschieht. Ein noch weiter gehendes Extrem stellt uns *Scirpus lacustris* (nach Didrichsen, Fig. 212) dar, welcher nach Goebel

die Coleoptile schon im Embryo ausbildet und wo bei der Keimung weder von dem Hypokotyl noch von dem Mesokotyl eine Spur vorhanden ist, so dass es den Anschein hat, als ob die Coleoptile ein Keimblatt wäre, dessen Basis mit dem Haustorium durch ein kurzes Mittelstück zusammenhängt.

Wenn wir die eben beschriebenen 3 Keimpflanzen der Cyperaceen beobachten, so muss uns sofort die Bedeutung der Coleoptile und des unterhalb derselben befindlichen Mesokotyls ins Auge fallen. Wenn das Mesokotyl nicht vorhanden und die Coleoptile durch ein Mittelstück mit dem Haustorium verbunden wäre, so würde niemand daran zweifeln, dass die Coleoptile ein Keimblatt und das unterhalb der letzteren befindliche Mesokotyl ein Hypokotyl sei. Solche Typen keimender Monokotylen haben wir schon früher genügend kennen gelernt. Ja es kommt auch vor, dass das Mittelstück aus der Basis der Keimblattscheide hervorwächst, wie z. B. bei der Gattung *Gloriosa* (Fig. 203, E). Wir haben aber unter den Monokotylen nirgends ein Beispiel, dass das Mittelstück aus dem Hypokotyl herauswachsen würde. Ein solches Beispiel ist bloss bei den Gattungen *Ephedra* und *Gnetum* (S. 285) bekannt und diese Gattungen haben mit den Gramineen gewiss keinen phylogenetischen Zusammenhang.

Demzufolge bleibt es zweifelhaft, ob die Coleoptile ein Keimblatt darstellt. Hiezu gesellt sich noch der sonderbare Umstand, dass z. B. bei der Gattung *Stipa* aus dem Scutellum ein eigenes, scheidenartiges Gebilde hervorwächst, welches die Basis der Keimpflanze umfasst (Fig. 213). Dieses — Epiblast — genannte Gebilde hängt mit dem Scutellum zusammen, mit welchem es in der ersten Jugend eine Art zweilappigen Bechers bildet, wie er auf unserer Abbildung genau nach der Natur dargestellt worden ist. Was für eine Bedeutung hat nun dieser Epiblast, welcher hier aus dem Scutellum aufwächst, das dem Haustorium der übrigen Monokotylen gleichstehen soll?

Über die Bedeutung des Epiblasts, der Coleoptile und des Mesokotyls gehen die Meinungen der Autoren sehr auseinander. Der Übersicht halber reproduzieren wir diese Ansichten in Kürze folgendermassen:

1. Hofmeister und seine Nachfolger vermuteten, dass das Scutellum und der Epiblast blosse Emergenzauswüchse der Achse (recte des Hypokotyls) seien und die Coleoptile ein Keimblatt darstelle.

2. Eine zweite Ansicht ist die, dass das Scutellum ein Keimblatt, der Epiblast das erste und die Coleoptile das zweite Blattgebilde sei. Anhänger dieser Theorie sind: Tieghem, Warming, Hackel, Bruns.

3. Eine dritte Meinung geht dahin, dass das Scutellum und die Coleoptile zueinander gehören und zwar derart, dass die Coleoptile die Ligula des Scutellums ist, in derselben Weise, wie wir dieselbe auf dem grünen Blatte sehen. Das Scutellum ist dieser Ansicht zufolge ein Keimblatt. Der Epiblast ist ein zufälliger, den, an der Basis der Blattspreite beiderseits sich bildenden Öhrchen der Gramineen ähnlicher Auswuchs

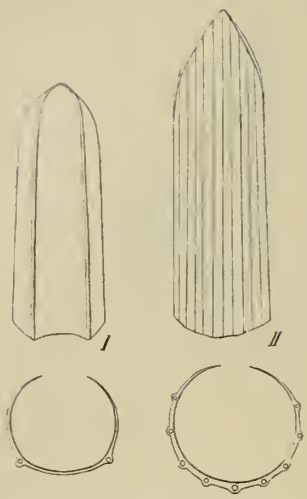


Fig. 214. **Oryza sativa**, erste und zweite Scheide (Coleoptile), unten im Durchschnitt Vergr. (Original.)

(Čelakovský). Diese Ansicht ist von Čelakovský und Schlickum vertreten worden und Goebel neigt sich derselben zu.

Die oben angeführte erste Ansicht hat viel Verlockendes für sich, denn bei Gnetum ist wirklich das Haustorium ein Auswuchs aus dem Hypokotyl. Leider finden wir unter den Monokotylen nirgends ein ähnliches Beispiel. Es bildet sich auch bei der Entwicklung das Scutellum tatsächlich wie bei den Monokotylen zuerst als Terminalorgan, an dessen Basis die Plumula entsteht. Ausserdem kann der Epiblast kein zufälliger Auswuchs sein, wie uns bereits die Abbildung der Stipa hinreichend überzeugt; endlich ist auch noch der Grund vorhanden, dass er bei den Gramineen schr verbreitet ist.

Die dritte Ansicht, namentlich in der Weise, wie sie von Čelakovský ergänzt und begründet wurde, ist gekünstelt und bei den Haaren herbeigezogen. Insbesondere ist es undenkbar, dass die Coleoptile als Ligula des Scutellums betrachtet werden könnte. Es gehört eine ziemliche Portion von Phantasie dazu, um eine solche Anschauung plausibel zu finden. Der Richtigkeit dieser Ansicht widersprechen nachfolgende Umstände: Das unter der Coleoptile befindliche Mesokotyl ist ein Achsenteil, was absolut nicht geleugnet werden kann, da sich dieser Teil morphologisch und anatomisch als solcher präsentiert. Nirgends findet sich in dem Pflanzenreiche ein auch nur annäherndes Beispiel, dass das eigene Blatt (das Scutellum als Keimblatt) solchergestalt von seiner Ligula getrennt wäre. Dazu kommt, dass die Coleoptile bei *Cladium* und *Scirpus* sich am Ende in eine grüne Spreite verwandelt. In eine Spreite müsste sich das Scutellum und nicht die Coleoptile verwandeln, wenn Čelakovský recht haben sollte. In der Achsel der Coleoptile erscheint bei einigen Gräsern die Knospe geradeso, wie in den Achseln der normalen Blattscheiden. Ferner ist zu berücksichtigen, dass unter der Coleoptile sich durchweg Adventivwurzeln bilden, wie dies an der Basis der Blätter bei den Gramineen und anderen Monokotylen die Regel ist. Schliesslich muss beachtet werden, dass bei *Oryza* und *Coix* zwei Coleoptilen hintereinander folgen. Die erste ist allerdings zweikielig und zweinervig, die zweite rundlich und mehr rippig (Fig. 214). Aber bei *Oryza* sind beide rundlich und auf der zweiten die zwei seitlichen Nerven stärker als die übrigen, woraus gefolgert werden muss, dass eine aus der anderen entstanden ist und dass sie einander gleich sind. Ausserdem ist bei Oryza schön zu sehen, wie sich an der Spitze der Coleoptile allmählich die seitlichen

membranösen Öhrchen bilden und zwischen denselben die Spitze als künftige Spreite hervortritt! Hier ist also deutlich erkennbar, dass aus der Coleoptile die Spreite ihren Ursprung nimmt. Und dann will Čelakovský behaupten, dass das Scutellum die Spreite der Coleoptile sei. Dass die Coleoptile zweikielig und zweirippig ist, hat gar keine Bedeutung, denn auch anderwärts erfolgt dies infolge der Stellung in der Jugend. Die Vorspelze ist auch zweikielig, obzwar sie das ganze Blatt samt der Spreite, Scheide und Ligula enthält und demnach der Coleoptile gleich ist.

Auch zur Vergleichung von Čelakovskýs Epiblast mit den Öhrchen der Gramineen gehört eine gewaltsame Phantasie. Sind ja doch die Öhrchen der Gramineen immer als zwei den Halm umfassende Anhängsel (Fig. 215) an der Spreitenbasis, hier aber der Epiblast stets als ganzer, einziger Auswuchs an der Basis des Scutellums vorhanden.

Bezüglich dieses Epiblasts gehen, wie man sieht, die Ansichten am meisten auseinander. Früher glaubte man, dass er eine Seltenheit bei den Gramineen sei und wurden Beispiele, hauptsächlich bei *Stipa* und später bei *Oryza* angeführt. Schlickum beschreibt einen grossen Epiblast bei der Gattung *Zizania* und einen kleineren bei der Gattung *Echinaria*. Schwach entwickelt kommt er als kleiner Vorsprung aus der Basis des Scutellums vielleicht bei allen Gramineen vor. Wir fanden ihn bei *Zea*, *Secale*, *Triticum* u. s. w. vor. Stark entwickelt konnte ich ihn aber bei den Gattungen *Cornucopiae*, *Briza*, *Aegilops*, *Nardus* nachweisen.

Am belohnendsten und seine morphologische Beschaffenheit am besten beweisend, zeigt sich der Epiblast bei den Gattungen *Oryza* und *Cornucopiae* (Fig. 213). Ich habe die undeutlichen Abbildungen Schlickums der Gattung *Oryza* unbeachtet gelassen und die Sache selbst von neuem sorgsam untersucht und möglichst getreu abgebildet. Ebenso was *Cornucopiae* anbelangt. Im ersten Stadium (Fig. 213, D_1, D_2) kommt aus dem ganzen Scutellum bei *Oryza* am Umkreise die kegelförmige, knorpelige (nicht membranartige) Scheide zum Vorschein, welche sich am Ende durchreisst. Durch die so gebildete Öffnung dringt dann zuerst die Coleoptile hervor. Später schnürt sich (!) diese Scheide vom Scutellunn (Fig. 211, A) ab und treibt dieselbe unten aus der Coleorhiza die Hauptwurzel und oben die emporwachsende Achse (das Mesokotyl — *M*) mit zwei Coleoptilen hintereinander. Das Scutellum steckt in der Caryopse als kugeliges Gebilde ziemlich tief. Wer nun diese Form des Epiblasts mit der Keimung einiger Monokotylen vergleicht,

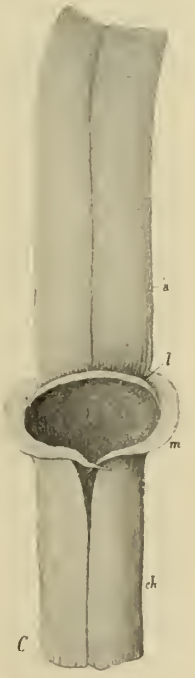


Fig. 215. **Hordeum sativum.** ch) Blattscheide, m) Öhrchen, l) Ligula, a) Spreite. (Original.)

kann keinen Augenblick zweifeln, dass hier der Epiblast ein ganz normales Keimblatt ist. Hier beginnt er sich auch schon vom Scutellum (Haustorium) abzuschnüren, um zuletzt das Mittelstück bilden zu können. Wenn wir damit die Keimung von *Musa* (Fig. 14, Taf. V) vergleichen, so sehen wir im wesentlichen fast keinen Unterschied, denn auch hier ist das Keimblatt ähnlich und von dem stark entwickelten Haustorium durch ein Mittelstück im Samen kaum abgeteilt. Auch die zahlreichen Adventivwurzeln, welche mit der Coleorhiza aus dem Hypokotyl hervortreten, ergänzen die Ähnlichkeit von Musa mit dem Gramineen. Nur die Orientierung des ersten Blatts ist anders.

Den Epiblast bei *Oryza* als Öhrchen des Scutellums auszulegen, geht nicht an, weil man in keinem Punkte eine solche Ähnlichkeit nachzuweisen vermag. Im Gegenteil können wir den Epiblast von Oryza als wahres Keimblatt sehr gut mit anderen Keimblättern verschiedener Monokotylen vergleichen. Die keimende *Dracaena Draco* (Fig. 208) besitzt ebenfalls ein kurzes, schüsselförmiges, auf der Haustoriumseite ausgerandetes Keimblatt — und dennoch ist das erste Blatt mit dem Rücken vom Haustorium weggewendet, oder mit anderen Worten gesagt: das Keimblatt mit dem Rücken zu dem Haustorium hingeneigt, wie dies bei allen Monokotylen in der Regel stattfindet. Auch bei *Dioscorea*, *Tamus* und den *Commelinaceen* kommen schüsselförmige Keimblätter vor, die Orientierung bleibt jedoch wie bei *Dracaena* (Fig. 208). Eine keimende Oryza ist im ersten Stadium überhaupt von einer keimenden *Dioscorea* und *Tamus* nicht zu unterscheiden.

Acanthostachys strobilacea (Fig. 14, Taf. IV) zeigt ein sehr kurzes, becherförmiges Keimblatt, welches vorn und hinten durch tiefe Einschnitte in 2 stumpfe Lappen geteilt ist. Das erste scheidenförmige Blatt *(l')* steht abermals mit dem Rücken vom Haustorium abgewendet.

Wir müssen uns also das Keimen der Gramineen folgendermassen vorstellen: Weil das Haustorium bei den Gramineen und Cyperaceen sich nur mit einer Seite an das Endosperm anlegt, so hat es sich scheibenförmig entwickelt, indem es nur mit einer Fläche aus dem Endosperm Nahrung aufnimmt. Auf diese Art gelangte der Embryo an die Oberfläche der Caryopse selbst und nach Durchreissung des ungemein dünnen Perikarps ist der Embryo bereits im Kontakt mit dem Substrat, weshalb es sich sofort frei weiterentwickeln kann. Es braucht daher kein besonderes Mittelstück zu bilden, um aus dem Endosperm herauszugelangen. Das erste Keimblatt war in seiner ursprünglichen Form nur kurz, etwa wie bei Oryza. Weil nun das schildförmige Haustorium sich eng an den Embryo anschmiegt, welcher sofort das erste Blatt anzulegen beginnt, so entwickelt sich der Teil des Keimblatts zwischen dem ersten Blatt und dem Haustorium nicht, sondern nur die untere Partie — welche sich uns dann als basaler Epiblast praesentiert. Dieser Epiblast selbst verkümmert mit der Zeit als überflüssiges Organ. Weil aber die Entwicklung des Keimblatts auf die entgegengesetzte Seite des Haustoriums gedrängt worden ist, so hat sich natür-

licherweise (nach dem Gesetze der Alternation und bei den Monokotylen nach dem Gesetze der Alternation in der, die Achse der Keimpflanze und das Haustorium verbindenden Ebene) das erste Blatt (die Coleoptile) mit dem Rücken zu dem Haustorium gestellt. Auf diese Weise ist die Sache einfach und natürlich erläutert.

Dass die Stellung des ersten Blatts bei den Monokotylen nicht so gesetzmässig zu sein braucht und dass sie demnach Umständen unterliegen kann, dafür haben wir ein Beispiel an *Alisma* und *Aloë*, wo sich das erste Blatt transversal (vertikal zu der oben angedeuteten Ebene) stellt. Einen merkwürdigen und ähnlichen Fall wie bei den Gräsern finden wir aber an den Keimpflanzen der Gattung *Pandanus* (Fig. 203, G). Hier steckt die junge Pflanze mit einem Haustorium im Endosperm, welches in einen schüsselförmigen, überall gleich hohen Kotyledon allmählich übergeht. Seitlich an der Basis des Kotyledons entspringt exogen die Wurzel. Das Hypokotyl wie bei den Gräsern ist nicht entwickelt. Das erste schuppenartige Phyllom kommt aus dem Kotyledon hervor und ist nicht gegenüber dem Haustorium, sondern seitlich zu demselben gestellt. Stellt man sich hier das Haustorium verkürzt vor, so bekommen wir aus dem Pandanus den Embryo der Gräser.

Bei anderen Monokotylen ist das Haustorium ringsum im Endosperm eingeschlossen und saugt dasselbe mit seiner ganzen Oberfläche; deshalb muss der Embryo aus dem Endosperm heraustreten und infolgedessen mit demselben durch das Mittelstück verbunden werden. Wenn dann das Keimblatt heraustritt, so hat es vollständige Freiheit und deshalb entwickelt es sich mit dem Rücken zum Haustorium gekehrt.

Bei den Cyperaceen verschwindet das Keimblatt schliesslich gänzlich, so dass diese Familie auf einer noch höheren Stufe der Reduktion und Embryonaladaptation steht. Ja, bei *Scirpus lacustris* verschwindet auch der Achsenteil und das erste Blatt (die Coleoptile) nimmt die Gestalt und Stellung eines normalen Keimblattes, wie bei den anderen Monokotylen, an. Es ist hier so, als ob ein Phyllomglied gänzlich weggefallen wäre.

Als Beweis, dass man den Epiblast nicht als etwas Zufälliges und Nebensächliches oder gar als einen Öhrchenanhang des Scutellums ansehen darf, können wir die Gattung *Cornucopiae* (Fig. 213, A) anführen, deren interessante Keimungsweise bisher unbeachtet geblieben ist. Hier verschuldet die harte Hülle der Frucht, dass die Hauptwurzel aus dem Hypokotyl nicht gerade herauskeimen kann, sondern sich hinauf, in der Richtung der Achse (*M*) durchzwängen muss. Das Scutellum jedoch umfasst an der Basis das Hypokotyl und wächst zu einem ungewöhnlich grossen Epiblast auf (*c*), denn der letztere erreicht die Länge des ganzen Scutellums, ja der ganzen Caryopse. Er ist lanzettförmig zugespitzt, und auf dem Rücken deutlich gekielt. Mit seinen Rändern umfasst er die Hauptwurzel. Ein solcher Epiblast kann unmöglich ein zufälliger sein. Es handelt

sich hier um ein wirkliches, scheidenförmiges Keimblatt, wie bei anderen Monokotylen.

Auch bei *Aegilops cylindrica* haben wir einen ungewöhnlichen Fall. Hier kann die Wurzel gleichfalls wegen der harten Hüll- und Deckspelzen nicht in gerader Richtung keimen, weshalb sie sich seitwärts drückt (Fig. 211, G.). An der Basis des Embryos, wo dieser sich mit dem Scutellum verbindet, bildet sich das zuerst kurze Hypokotyl *(h)* und schnürt sich unten ein starker Körper ab *(h')*, welcher mit einem kleinen Epiblast endet *(c)*. Aus dem starken Körper *(h')* wächst seitwärts die Hauptwurzel aus der höchst langen Coleorhiza heraus. Das Gebilde *(h')* ist eigentlich als eine Verschmelzung des Keimblatts (Epiblasts) mit dem Hypokotyl anzusehen.

Aus all' dem Angeführten sehen wir also, dass sich auch die Keimung der Embryonen bei den Gramineen auf die normale Keimungsform der Monokotylen überhaupt zurückführen lässt und dass daher die zweite oben angeführte, von Tieghem, Warming, Hackel und Bruns vertretene Ansicht der Wahrheit am nächsten kommt. Wir haben dieselbe nur in der Weise modifiziert, dass wir das Scutellum als ein mit dem Keimblatt verschmolzenes Haustorium auffassen. Übrigens ist es auch anderwärts bei den Monokotylen nicht immer leicht, das Haustorium als eigenes Organ von dem Keimblatt zu trennen (siehe z. B. Allium u. a.). Infolgedessen ist die Coleoptile das erste Scheidenblatt, welches auch anderwärts bei den Monokotylen den grünen Blättern vorangeht (Palmen, Gloriosa u. a.). Das Mesokotyl ist, so wie anderwärts, eine gewöhnliche Achse und der Epiblast ein reduziertes Keimblatt. Mit dem Umstande, dass der Epiblast ganz deutlich auf dem Basalteile mit dem Scutellum zusammenhängt (was besonders gut dort sichtbar wird, wo der Epiblast nur schwach entwickelt ist und deshalb niemals seine Basalstellung aufgibt) – lässt sich die Auslegung des Epiblasts als erstes (wenn auch reduziertes) Blatt nicht gut vereinigen. Es wäre dann unmöglich, den Fall bei Oryza aufzuklären, wo der ganze Umfang des Scutellums zu einer Scheide aufwächst und so das Bild der typischen Keimung bei den anderen Monokotylen darbietet, wo allerdings diese Scheide ein wahres Keimblatt ist. Die Hauptursache der Verworrenheit in den diesfälligen Anschauungen erblicke ich einzig und allein darin, dass niemand der Lage des Endosperms bei den anderen Monokotylen die gehörige Aufmerksamkeit gewidmet hat. Nur die seitliche Lage des Embryos in der Frucht der Gramineen und Cyperaceen hat den ungewöhnlichen Verlauf der Keimung derselben zur Folge.

Tieghems anatomischer Beweis (der Verlauf der Gefässbündel aus dem Haustorium) bestätigt zwar unsere Lehre, allein ich will mich nicht auf denselben berufen, weil die Anatomie uns nur zu oft täuscht.

Zugleich haben wir hier ein markantes Beispiel und einen Beleg dafür, wie schwer es fällt, morphologisch reduzierte Organe zu lösen und

dass nur die vergleichende Methode in solchen Fällen ausgiebige Dienste zu leisten vermag.

Schliesslich müssen wir noch von der Polyembryonie bei *Pennisetum villosum* R. Br. Erwähnung tun. Ich habe dieselbe bei der Anstellung von Keimungsversuchen beobachtet. Reichlich an 50% der keimenden Caryopsen dieses Grases (Fig. 211, E) enthalten statt eines zwei, manchmal auch drei Embryonen. Die Scutella beider Embryonen sind mit dem Rücken zueinandergestellt. Häufig ist der eine stärker, der andere schwächer. Es ist mir nicht bekannt, ob und wo in der Literatur von der Polyembryonie bei den Gramineen Erwähnung geschieht. Nur bei A. Zimmermann (Arch. Ver. d. Fr. Naturf. Mecklenburg, 1904) finden wir eine kurze Notiz über die Polyembryonie bei *Poa pratensis*..

c) Die Keimung der achsenlosen Pflanzen.

Wir treten nun an jene Pflanzen heran, deren Achse schon im ersten Stadium der Keimung verkümmert bleibt und wo die Entwicklung der ganzen Pflanze bis zum Blütenstadium dann in einer so eigentümlichen Weise verläuft, dass die vergleichende Morphologie hier viel aufzuklären und auszulegen hat. Es gehören hieher die Gattungen *Streptocarpus* und *Utricularia* und die ganze Familie der *Lemnaceen*. Diese Pflanzen sind systematisch miteinander nicht verwandt, nichtsdestoweniger bietet die Entwicklung der Keimpflanzen bei allen viel Gemeinsames.

Die Gattung *Streptocarpus* aus der Familie der *Gesneraceen* umfasst einige Arten, welche im Keimungsstadium merkwürdige Abweichungen von den normalen Verhältnissen bei allen Phanerogamen und Dikotylen insbesondere aufweisen. Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, die Entwicklung von *S. Wendlandii* (Fig. 216) zu verfolgen. Das eben aufgekeimte Pflänzchen zeigt nichts Besonderes. Es trägt zwei grüne, glatte, eiförmige Keimblätter *(c, c')*, ein langes Hypokotyl und eine mit Haaren reichlich besetzte Hauptwurzel. Zwischen beiden Keimblättern befindet sich ein, die Scheitelknospe andeutendes, winziges Höckerchen. Im Verlaufe des weiteren Wachstums beginnt eines von den Keimblättern *(c)* an Grösse bedeutend zuzunehmen, während das andere unverändert bleibt. An dem grösseren Keimblatt zeigen sich immer häufigere, abstehende Härchen und später *(C)* auch ein deutlicher Mittelnerv und aus demselben sich abzweigende Seitenrippen. Hiebei bekleidet sich auch das Hypokotyl mit ähnlichen Haaren. Der Stiel des an Wachstum zunehmenden Keimblatts fängt an bedeutend stark zu werden und sich zu verlängern, wobei er sich in die vertikale Richtung des Hypokotyls stellt, mit welchem er fast in eins verschmilzt, während das zweite Keimblatt sich als ein unbedeutendes, schliesslich abfallendes Anhängsel seitwärts drückt *(D)*.

Der Achsenscheitel zwischen den beiden Keimblättern verschwindet überhaupt und so gelangt die Achse gar nicht zur Entwicklung. Das grosse Keimblatt wächst währenddem rasch immer noch weiter und zwar an der Basis, bis es endlich die Form eines grossen, grünen Blattes annimmt, welches allerdings weder durch die Form noch durch die Grösse an das ursprüngliche Keimblatt erinnert. Es ist dies auch das einzige Blatt, welches von dieser (zweijährigen, nach der Reife der Frucht absterbenden) Pflanze überhaupt getragen wird. Wenn die letztere blühen soll, so neigen sich die Basallappen zueinander *(D, E)* und knapp an der Basis zeigt sich (exogen!) die Knospe, welche rasch zu einem aufrechten, blattlosen Schaft aufwächst, der am Ende einen cymösen Blütenstand trägt *(a, t* die Endblüte). Das Ganze macht einen solchen Eindruck, als ob der rundliche, starke Stengel von der Wurzel an beginnend mit der Inflorescenz endigen und unten ein einziges grosses Blatt tragen würde. Aus der Entwicklung ist aber vollkommen klar, dass der Teil *(f)* der Keimblattstiel und der Teil *(h)* das Hypokotyl ist, was am deutlichsten dadurch bestätigt wird, dass an der Grenze beider Teile das unbedeutende zweite Keimblatt *(c')* sitzt.

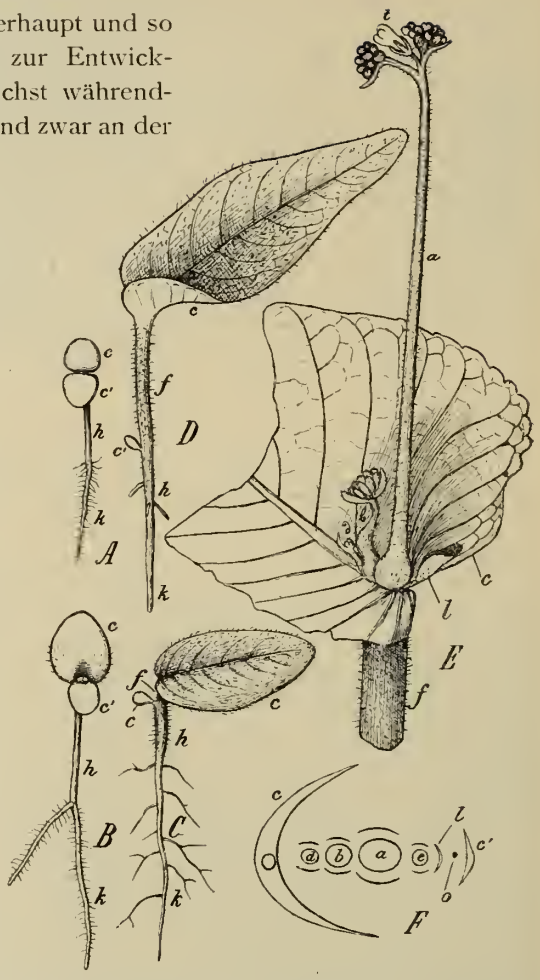


Fig. 216. **Streptocarpus Wendlandii.** A) Junge Keimpflanze, B) älteres Stadium mit einem stärker wachsenden Kotyledon, C) noch älteres Stadium, D) Kotyledon (c) wird endlich blattartig, E) aus der Kotyledonbasis (c) tritt der Blütenschaft (a) hervor, F) hiezu Diagramm, k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, c, c') Kotyledonen, b, d, e) Serialsprosse, o) verkümmerte Hauptachse. (Original.)

Es ist nun die Frage, wie wir die Entstehung des Blütenschafts zu erklären haben. Da muss nun noch erwähnt werden, dass in der Mediane zwischen dem Schaft *(a)* und der Rippe des Keimblatts noch 2—3 immer kleinere und jüngere Blütenschäfte wachsen, deren erste Bracteen oben gerade so, wie bei dem ersten, transversal gestellt sind. Diese Stellung

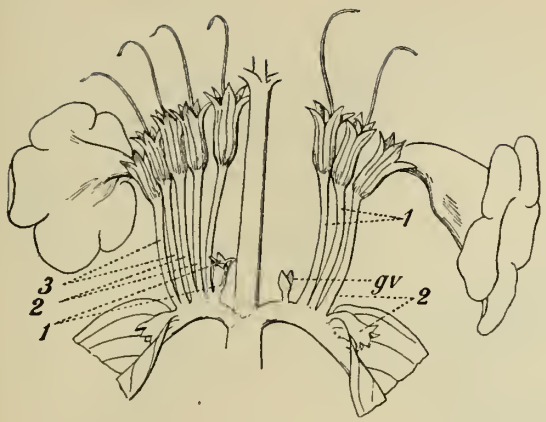


Fig. 217. **Chirita hamosa,** 1, 2, 3) Doppelblüten, gv) vegetative Knospe, serial dem Stützblatte angewachsen. (Nach Boldt).

kann keinen Zweifel darüber aufkommen lassen, dass es sich da um Serialachsen handelt. Der Hauptblütenschaft kann demnach nicht adventiv sein, wie dies häufig an der Basis der Blätter der Fall zu sein pflegt, weil er noch angeschlossene Serialknospen hat, was bei Adventivknospen niemals vorkommt.

Aber wir haben noch einen weiteren Beweis dafür, dass wir uns die merkwürdige Infloreszenz von *S. Wendlandii* auf die angeführte Art erklären müssen. Wie Boldt gezeigt hat, entsteht bei der verwandten *Chirita hamosa* (Fig. 217) eine Reihe von serialen Doppelblüten (eigentlich Blütenzweigen) an beiden Seiten der Hauptachse und diese Serialzweige rücken auf die Stiele der gegenständigen Blätter derart hinauf, dass an der Spreitenbasis die jüngste Blüte zu stehen kommt. Wenn wir diese Blütenanordnung auf unseren *Streptocarpus* übertragen, so müssen wir sofort zu der Erkenntnis gelangen, dass der Blütenschaft *(E, a)* ein Achselzweig im Hinblick auf die verkümmerte Hauptachse und im Hinblick auf das aufgewachsene Keimblatt ist, auf dessen Stiel er sich, wie bei Chirita, verschoben hat.

Merkwürdig hiebei ist bloss das, dass auch auf der anderen Seite des Blütenschafts sich eine kleine Knospe *(Fig. e)* bildet, welche ebenfalls transversale Bracteen trägt (was jedoch häufig auch anderwärts bei serialen Knospen der Fall zu sein pflegt) und an der Basis noch ein adossiertes grünes Blättchen *(l)* entwickelt, dessen Bedeutung mir bisher unklar ist.

Hiemit hätten wir also alles auf normale morphologische Gesetze zurückgeführt, da wir den Beweis erbracht haben, dass das Wesen und die Grundlage der ganzen ungewöhnlichen Erscheinung bei Streptocarpus auf der vollständigen Abortierung der Hauptachse beruht. Bei der Art *S. polyanthus* geht, nach Hielscher, die Abortierung noch weiter, denn hier abortiert auch die Hauptwurzel und bleibt bloss das Hypokotyl übrig, welches mittels Wurzelhaaren in der Jugend die Keimpflanze in der Erde befestigt und ernährt. Erst später erscheinen starke Adventivwurzeln. Bei der verwandten *Monophyllea Horsfieldii* R. Br. geht die Abortation so weit, dass angeblich schon im Samen beide Keimblätter ungleich entwickelt sind. Ich selbst war nicht in der Lage, diese Behauptung durch meine eigenen

Beobachtungen zu bestätigen, da meine Kulturen in der Jugend zwei gleiche Keimblätter trugen.

Wenn wir die Ursache der ungewöhnlichen Entwicklung beider Keimblätter bei der Gattung *Streptocarpus* suchen wollten, so müssten wir sie, meiner Meinung nach, in der, in dieser ganzen Familie verbreiteten, ungleichen Blattentwicklung finden. Aus offenbar biologischen (durch lokale Verhältnisse veranlassten) Ursachen entwickeln sich hier nämlich bei vielen Gattungen die Blätter in nacheinanderfolgenden Paaren derart ungleichmässig, dass nämlich z. B. das linke Blatt im Paar klein, das rechte gross, im nachfolgenden Blattpaar das linke gross und das rechte klein usw. erscheint. So z. B. bei einigen Arten der Gattung *Roettlera*. Dieses Bestreben, ein Blatt im Paar klein und das andere gross zu bilden, ist auch in den Embryo übergangen, welcher diese Gestaltung schon in den Keimblättern vollzogen hat.

Auch das Bestreben, statt der mittleren Hauptachse eine starke Achse in der Keimblattachsel zu bilden, kommt auch bei der Art *S. caulescens* zustande, wie dies von Dickson richtig beschrieben worden ist. Hier legen sich nämlich in der Achse beider Keimblätter Knospen an, aber nur eines der letzteren wächst stärker heran, das andere verbleibt in seiner ursprünglichen Grösse. In der Achsel dieses kleineren wächst nun eine mächtige Knospe zum scheinbar terminalen Stengel empor, wobei dieselbe das Keimblatt selbst aus der ursprünglichen Lage in die Höhe hinaufträgt (Fig. 10, Taf. IV).

Die Keimung der Gattung *Utricularia* sowie die Morphologie der vollständig entwickelten Pflanzen dieser Gattung bieten uns sehr interessante Momente, die zu Erwägungen Anlass geben.

Die eigentümliche morphologische Zusammensetzung des Utricularia-Körpers war bereits den älteren Botanikern bekannt und wurde in verschiedener Weise aufgeklärt. Linné z. B. hielt unsere submersen Utricularien für ein System verzweigter, grüner Wurzeln, aus welchen über das Wasser ein Blütenstengel emporwächst. Jussieu dagegen und nach ihm Link, Koch, Presl u. a. erblickten in denselben nur einen gewöhnlichen Pflanzentypus, mit der Achse, an welcher gabelig verzweigte Blätter sitzen. Diese jedenfalls richtigste und einfachste Deutung haben auch die meisten neueren Botaniker angenommen.

Die Samen unserer heimischen Arten von *Utricularia* (so z. B. *U. vulgaris*) keimen, wie neulich von Warming und Kamienski schön beschrieben worden ist, keineswegs mit zwei Keimblättern, sondern mittels eines ganzen Quirls von hornförmigen Auswüchsen (Fig. 218), welche weder der Grösse, noch der Entwicklung nach gleich sind. Inmitten derselben ist der Vegetationsscheitel der Achse gleich in den ersten Anfängen unterdrückt. Aus einem hornförmigen Auswuchs des Keimblatts wächst dann die beblätterte Achse, welche, wie bekannt, ebenso wie der Embryo, überhaupt keine Wurzeln besitzt.

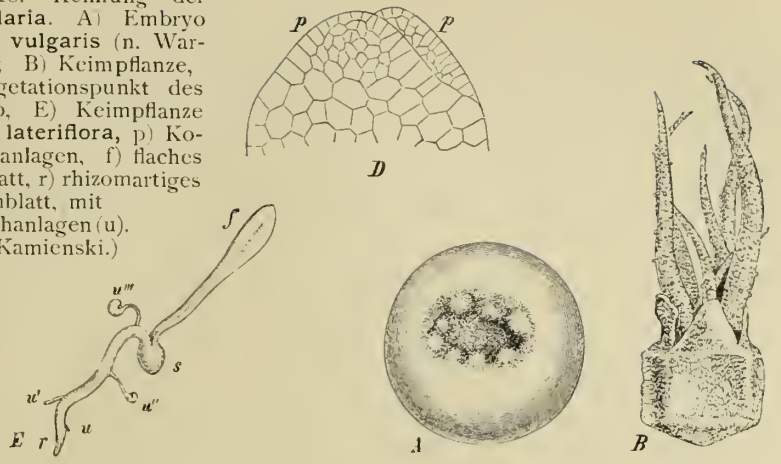


Fig. 218. Keimung der **Utricularia**. A) Embryo von **U. vulgaris** (n. Warming); B) Keimpflanze, D) Vegetationspunkt des Embryo, E) Keimpflanze von **U. lateriflora**, p) Kotyledonanlagen, f) flaches Keimblatt, r) rhizomartiges Keimblatt, mit Schlauchanlagen (u). (Nach Kamienski.)

Andere Arten von *Utricularia*, namentlich die exotischen (*U. lateriflora*) enthalten im Samen einen Embryo, welcher zwei deutliche Höcker trägt (Fig. 218, D), die ursprünglich gleich gross sind und zwei wahre Keimblätter vorstellen. Wenn jedoch der Same zur Keimung gelangt (Fig. 218, E), so entwickelt sich einer von den Höckern zu einem flachen, länglichen Keimblatt (*f*), der andere zu einem fadenförmigen Gebilde, welches bereits mit Schlauchblasen versehen ist (*r*). Es ist dies offenbar das zweite, anders ausgebildete Keimblatt. Der Achsenscheitel zwischen beiden Keimblättern bleibt ebenfalls abortiert. Das blasentragende Keimblatt (*r*) beginnt dann weiter zu wachsen und verwandelt sich in eine beblätterte Achse.

Allein bei anderen exotischen Utricularia-Arten (z. B. *U. Hookeri*) keimt nach Goebel der Same tatsächlich zu einem vegetativen Achsenscheitel auf, welcher mit der Infloreszenz endet. Die Achse selbst trägt zuerst flache, dann in Blasen verwandelte Blätter, und dann dünnen, einfachen Fäden ähnliche Blätter, welche weiter wachsen und in eine beblätterte Achse sich verwandeln können. Was für eine Form die Keimblätter hier haben, führt Goebel nicht an.

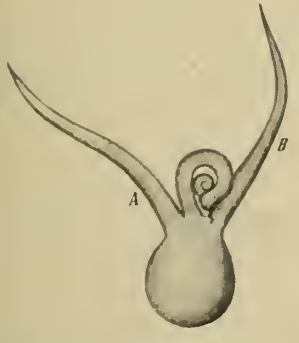


Fig. 219. Keimpflanze von **Utricularia exoleta**, mit zwei Kotyledonen (A, B). (Nach Goebel.)

Bei der Art *U. exoleta* keimt der Embryo mittels zweier gleicher Keimblätter (Fig. 219), welche ebenfalls die Gestalt von länglich-runden Hörnchen haben. Zwischen denselben wächst die blasentragende Achse auf. Goebel selbst bemerkt, dass dies eigentlich auch keine Achse, sondern abermals ein Blatt (das erste nach den Keimblättern) ist, welches sich in den Stengel verwandelt, während der Vegetationsscheitel an der Basis vollkommen ver-

kümmert. Manchmal geschieht es bei ein und derselben Art, dass sich beide Keimblätter in einen verlängerten Stengel umwandeln.

Bei der verwandten Gattung *Pinguicula* keimt der Same vermittelst eines flachen Keimblatts, während das zweite Keimblatt vollständig abortiert. Dickson jedoch behauptet, dass *P. caudata* zwei normale Keimblätter besitzt. Auch die Hauptwurzel entwickelt sich bei dieser Gattung, sie stirbt aber frühzeitig ab und an ihrer Stelle wachsen Adventivwurzeln aus dem Hypokotyl, welche das ganze Leben der Pflanze über ausdauern.

Wenn wir alle hier angeführten Fakta vergleichen, so können wir nicht im Zweifel darüber sein, welche Bedeutung die hornförmigen Auswüchse im Quirl am Embryo der *Utricularia vulgaris* haben. Es sind dies die zwei in Zipfel geteilten Keimblätter, welche bei anderen Arten ungeteilt sind. Es ist bekannt, dass manche terrestre Arten von Utricularia zweierlei Blätter besitzen. Die einen sind flach (lanzettförmig, schildförmig etc.), die anderen fadenförmig und allenfalls auch geteilt. Diese letzteren haben teilweise die Funktion, die Pflanze im Substrat zu befestigen, teilweise dienen sie dazu, um ihr Wasser zuzuführen (also die Aufgabe der Wurzeln zu verrichten). Bei den im Wasser lebenden Arten haben sich alle Blätter in fadenförmige, geteilte und blasentragende verwandelt. Diese Umwandlung tritt nun schon in den Keimblättern ein.

Dass die Utricularia ganz wurzellos schon im Keime erscheint, kann uns nicht wundernehmen, denn wir haben solcher Beispiele mehr (*Ceratophyllum* u. a.). Auffallender scheint es zu sein, dass manchmal der Vegetationsscheitel des Embryos gänzlich abortiert. Davon haben wir anderwärts auch Beispiele. *Streptocarpus* verhält sich so bei mehreren Arten und in der Familie der *Lemnaceen* bildet diese Abortierung die Regel. Dass sich schliesslich als Ersatz für den verkümmerten Vegetationsscheitel eines der Keimblätter oder ein Blattabschnitt oder ein Laubblatt in eine beblätterte Achse verwandelt, ist auch nichts neues. Die Wurzeln von *Neottia nidus avis* werfen die Haube ab und verwandeln sich auch in Achsen. Die Blätter vieler Arten der Gattung *Adiantum* (siehe S. 273, I.) verwandeln sich an der Spitze in eine Achsenknospe, welche auch wirklich zu einer Achse aufwächst. Wenn wir ein Stückchen vom Blatte der gemeinen *U. vulgaris* abschneiden, so kann sich die Spitze eines solchen Abschnittes ebenfalls in eine Knospe verwandeln. Ja, dasselbe können wir bei der Gattung *Ceratophyllum* beobachten.

Diese Umwandlung der Blätter oder Wurzeln an den Spitzen in Achsenknospen ist nichts anderes als eine lokale Modifikation der Adventivknospen, welche, wie wir noch hören werden, überall und unter allen Umständen entstehen können.

Es ist auch nichts Überraschendes, dass bei der *U. coerulea* nach Goebel an den Blättern wo immer neue Blätter wachsen, welche wiederum zu neuen Sprossen aufzuwachsen vermögen. Es ist ja doch bekannt, dass, wenn wir der Keimpflanze die Keimblätter und den Vegetationsscheitel

abschneiden, aus dem Hypokotyl Adventivknospen sprossen, welche sich manchmal auf ein einziges Blatt ohne Vegetationsscheitel reduzieren. Und auch die anderwärts auf dem Pflanzenkörper zur Entstehung gelangten Knospen haben unter gleichzeitiger Abortierung des Vegetationsscheitels nur ein Blatt entwickelt. Also wiederum nichts Neues oder überhaupt Unbegreifliches.*) Die Ursache der Verkümmerung der eigentlichen Achse an dem keimenden Embryo muss in der überaus grossen Fähigkeit der Pflanze, sich vegetativ aus den Blättern mit Hilfe der Adventivknospen zu entwickeln, gesucht werden. Ursprünglich hatten gewiss nur die Blätter am Stengel die Fähigkeit, Adventivknospen zu bilden und erst später hat sich diese Eigenschaft auch auf die Keimblätter übertragen, wodurch die Bildung einer eigenen Achse aus dem Achsenscheitel überflüssig geworden ist.

Die Gattung *Lemna* und die ihr verwandten und sehr nahe stehenden Gattungen aus der Familie der *Lemnaceen* gehören in morphologischer und phylogenetischer Beziehung zu den interessantesten Pflanzen im Reiche der Monokotylen. Die ganze Pflanze besteht aus linsenförmigen Gebilden ohne Blättern und Achsen. Bezüglich dieser linsenförmigen, grünen Gebilde sind die Botaniker bis heute noch nicht darüber einig, was für eine morphologische Bedeutung sie hätten. Die Frage dreht sich hier im ganzen um zwei Punkte: ob diese Glieder**) Achsen- oder Blattnatur haben.

Hegelmaier u. a. vermuten, dass diese Glieder verflachte Achsen sind, welche angeblich ursprünglich an der Basis 3 Blätter im Quirl ge-

---

*) Diese, in ihrer Wesenheit leicht begreiflichen morphologischen Verhältnisse sind Goebel unverständlich und für ihn zugleich ein Beweis der Unmöglichkeit der vergleichenden Morphologie. Er sagt hierüber unter anderem folgendes: ». . . . Ausläufer, ja selbst neue Blätter können aus den Blättern entspringen, die Ausläufer ihrerseits können sich zu krallenähnlichen Haftorganen und zu knöllchenförmigen Wasserspeichern gestalten, kurz, es ist das gewöhnliche Schema der Organbildung hier ganz über den Haufen geworfen«. Und an einem anderen Orte behauptet er, dass bei den Utricularien kein Unterschied zwischen den Blättern und der Achse sei, ja bei einigen exotischen Utricularien (*U. Hookeri*) erblickt er in den fadenförmigen Blättern wieder ein neues Organ sui generis, welches er »Blattwurzel« nennt. Weil Goebel die angeführten Verhältnisse nicht verstanden hat, behauptet er, dass die vergleichende Morphologie hier mit ihrem Verstande zu Ende sei. Dazu können wir bemerken, dass auch hier der vergleichenden Morphologie alles vollkommen klar ist und der Morphologe muss sich nur darüber wundern, woher Goebel den Mut nimmt, seine morphologische Verwirrung für eine »moderne Wissenschaft« zu erklären, »welcher die Mehrzahl der Botaniker folgen solle!«

Den morphologischen Verwirrungen Goebels in der Utricularia-Morphologie hat neulich auch Glück seine Sanktion gegeben. Dieser Autor sieht ebenfalls in den Utricularia-Blättern den Beweis dafür, dass ein Unterschied zwischen Blatt und Achse nur eine phantastische Konstruktion der formalen Morphologie sei, wobei er aber vergisst, dass ein Blatt von der Aehse nicht nur durch die Form, sondern auch durch seine Orientation an der Achse gekennzeichnet ist. — Es ist auch bemerkenswert, wie Glück die Missbildungen (»echte und unechte«) erklärt, wobei er die einschlägige Literatur nicht berücksichtigt. (Vergl. I. T., S. 15.)

**) Wir nennen sie so, wie es in der Literatur üblich ist.

tragen haben und gänzlich abortierten. Nur bei der Gattung *Spirodela* hätten sich zwei davon in der Gestalt von scariösen Schuppen erhalten und seien dieselben auf der einen Seite zusammengewachsen. Gegen diese Theorie, welche die reine Phantasie ist, sprechen nachstehende Momente: 1. Die *Lemnaceen* gehören unbestreitbar in die nächste Verwandtschaft der *Araceen*, wo nirgends ähnliche Achsen vorkommen und nirgends quirlständige Blätter vorhanden sind. 2. Die erwähnten Schuppen der Spirodela sind ein einziges Vorblatt und keineswegs zwei zusammengewachsene. 3. Ist es nicht klar, wie wir uns hier die Glieder als Achsen vorstellen sollen, ob als einfache oder zusammengesetzte Achsen.

Engler, der genaue Kenner der Familie der Araceen, hat dieser Theorie entschieden opponiert und namentlich auf Grund der Vergleichung mit der Gattung *Pistia* bewiesen, dass die Glieder der *Lemna* wahre Blätter sind.*) In unseren, diese Angelegenheit betreffenden Ausführungen werden wir uns an die durchweg richtigen Ansichten Englers halten und deren Richtigkeit noch durch einige neue Fakta näher nachweisen. Übrigens hat schon Horkel und Irmisch auf die auffallende Ähnlichkeit der Keimung der *Lemna* und *Pistia* aufmerksam gemacht und daraus die nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen abgeleitet.

Die Glieder der Gattung *Lemna* und ihrer Verwandten haben eine linsenförmige Gestalt und sind verschieden dick, auf der Oberseite mit einer Epidermis und Spaltöffnungen versehen, im Inneren zumeist von einem Hauptnerv und einigen Seitennerven durchzogen. Auf der Unterseite wächst eine einzige, einfache Wurzel oder mehrere dergleichen nebeneinander, welche wie Anker ins Wasser hinabhängen. Die Glieder schwimmen entweder auf der Wasseroberfläche oder sind untergetaucht. Auf der Unterseite sind seitwärts an den Gliedern Taschen u. zw. entweder bloss auf einer oder auf beiden Seiten des Gliedes. Aus diesen Taschen wächst ein neues Glied oder die Blüte. An den Gliedern sind weder Schuppen noch Blätter vorhanden, nur die Gattung *Spirodela* macht in dieser Beziehung eine Ausnahme. Bei derselben wächst nämlich an der Basis des Gliedes eine ziemlich grosse, häutige Schuppe, welche wie eine Scheide unten und oben das Glied umfasst (Fig. 220) und nur auf einer Seite ausgeschnitten ist (*a'*).

Um das Weitere zu verstehen, ist es notwendig, die Keimung der Gattung *Lemna* (Fig. 220 *A*) nach Hegelmaier eingehend zu erläutern. Bei der Keimung löst sich vorerst die Spitze der Testa als kleines Deckelchen (*o*) — das sogenannte Operculum — ab. Nun tritt aus dem Samen das Keimblatt (*c*) heraus und aus demselben das erste linsenförmige Blatt

*) Auch Goebel plaidiert für die Blattbedeutung der Glieder bei Lemna u. zw. auf Grund der vergleichenden Morphologie, aber obzwar ihn diese Wissenschaft hier auf den richtigen Weg geführt hat, so kämpft er dennoch in geradezu frivoler Weise dieselbe an, indem er sie eine »tote« Wissenschaft nennt, welche in wissenschaftlichen Fragen zu schweigen habe.

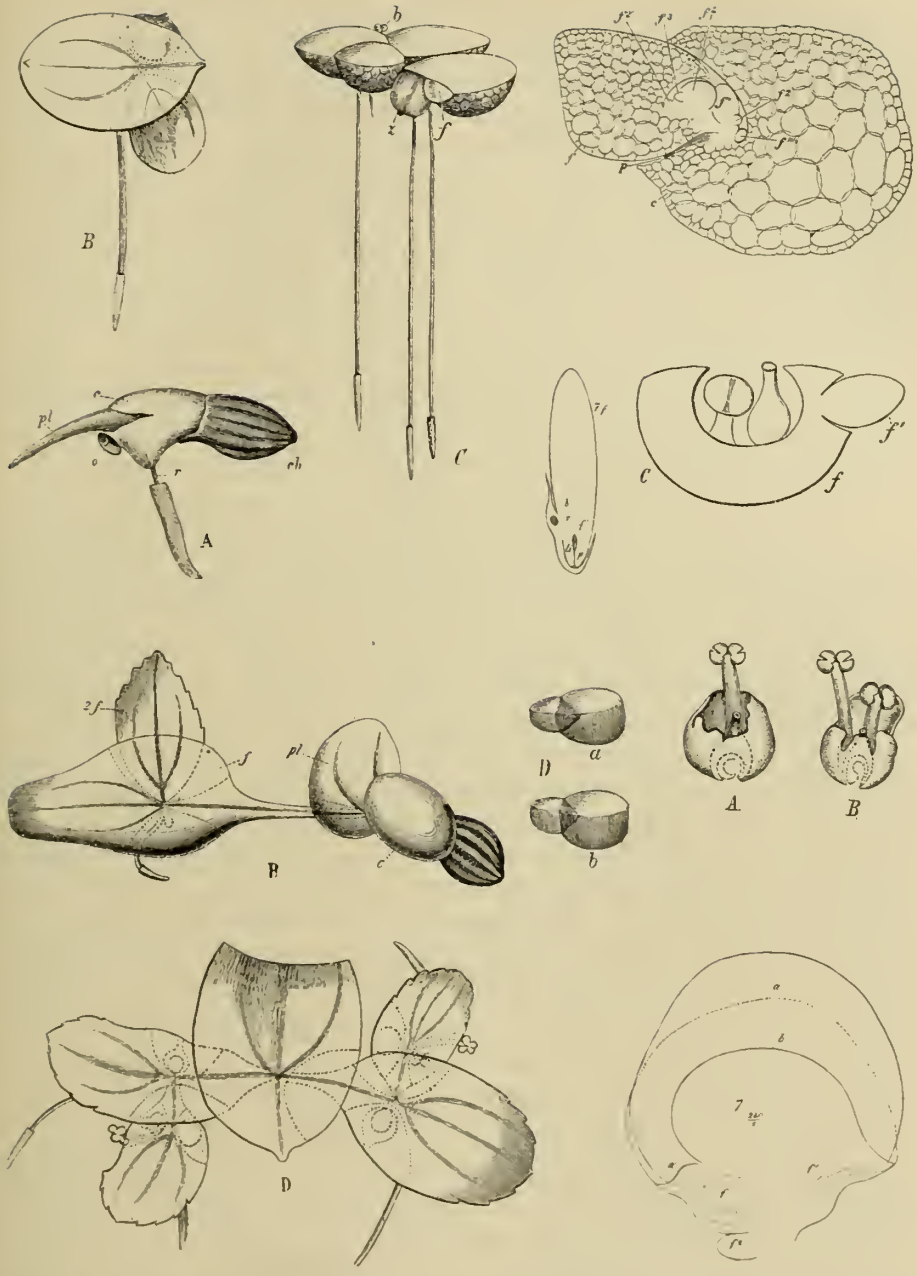


Fig. 220. Morphologie der **Lemnaceen.** B) Glieder der **Lemna minor,** C) von **L. gibba,** z) Frucht, f) neues Glied in derselben Tasche, b) Blüte. D) Glieder der **Wolffia arhiza,** C) blühendes Glied (f), mit neuem Glied (f'), oben ein sprossendes Glied, p) Stiel des Mutterglieds, f, f², f''. . .) neu sich bildende Glieder, A) Keimpflänzchen von **Lemna trisulca,** ch) Chalaza, r) Wurzel, o) Operculum, c) Kotyledon, pl) erstes Blatt; B) älteres Stadium, f, 2. f) erste Glieder. D) Verband von blühenden Gliedern der **L. trisulca.** 7) Glied der **Spirodela polyrhiza,** a, b) häutiges Niederblatt, welches von oben und unten das Glied (f) umfasst, li), p) Lappen der Tasche, r) Wurzel. A, B) rechts Blütenstände der **L. trisulca.** (Nach Hegelmaier.)

(*pl*), welches Hegelmaier mit Unrecht bereits als ein Glied ansieht. So wie anderwärts bei den Monokotylen aus dem Keimblatt keineswegs die Achse, sondern das erste Blatt aufwächst, so ist auch hier von dieser Regel keine Ausnahme und entsteht das erste notorische Blatt, welches mit dem Keimblatt eng zusammenhängt. Ein weiteres Blatt bildet sich aber nicht mehr, sondern aus der Tasche des ersten Blatts wächst ein langes, gestieltes, linsenförmiges Glied, welches wiederum Taschen entwickelt, aus welchen weitere Glieder sprossen, aus diesen dann wieder neue u. s. w. Hiedurch vermehrt sich die Pflanze vegetativ sehr rasch, zumal die Glieder zerfallen können. Das ist der status praesens der Gattung *Lemna*.

Zum Behufe der Vergleichung und teilweisen Erläuterung der Gattungen *Lemna* und *Spirodela* wollen wir die Entwicklung der verwandten *Pistia* aus dem Samen verfolgen. Hierüber besitzen wir eigene, eingehende Beobachtungen, welche auf der Taf. III. Fig. 1—13 dargestellt sind.

Von dem Samen (*a*) löst sich ebenfalls das Deckelchen (operculum *v*) ab, das Keimblatt (*d*) tritt heraus und nimmt eine becherförmige Gestalt an. In diesem Keimblatt kommt das erste äusserlich behaarte Blatt (*l'*) zum Vorschein, welches dann herzförmig wird (2, 3). Neben der Hauptwurzel (*k*) legen sich an der Basis endogen zwei Nebenwurzeln (*k'*) an, welche am Ende insgesamt stattliche Hauben tragen. Dem ersten Blatt gegenüber wächst frühzeitig das zweite Blatt, ihm gegenüber das dritte (*l'' l'''*) u. s. w. Im Stadium (4) fault die Hauptwurzel bereits ab und anstatt derselben entwickeln sich starke Nebenwurzeln, welche sich ebenfalls verzweigen. Im Stadium (5) sind schon 6 Blätter entwickelt. In diesem Stadium bemerken wir, dass an der Basis des 3. oder 4. Blatts an der Bauchseite eine kleine, häutige, durchscheinende Scheide (Fig. 1, *a*) sich gebildet hat, welche mit dem Rücken an den Blattstiel angewachsen ist. Es ist dies offenbar ein umfassendes Nebenblatt (Stipula), wie dem ähnliche allgemein in der Familie der *Araceen* vorkommen. In der Achsel des Nebenblatts kann man kleine Härchen wahrnehmen. Interessant ist, dass die ersten 2 Blätter niemals Nebenblätter tragen. Die Blätter sind unterwärts dreinervig (Fig. 2), die Nerven an der Basis des Blattstiels selbständig einmündend.

In einem noch älteren Stadium (6) beginnen sich in den Achsen der Blätter Knospen zu zeigen, von denen einige sich zu einem fadenförmigen Ausläufer verlängern, welchen eine Blattrosette abschliesst (*a*, *b*). Diese Knospen fangen mit einem häutigen, adossierten Nebenblatt an, zu welchem wir uns die abortierte Blattspreite hinzudenken müssen, dann folgt ein Blatt u. s. w. (Fig. 3). Diese Knospen stehen in der Jugend deutlich in der Mediane (!), erst später werden sie aus derselben seitwärts herausgedrückt. Es stehen nämlich alle Blätter auf der sehr verkürzten Achse ganz eng hintereinander, so dass die Achselknospe dem Drucke weicht, welcher in der Mediane am grössten ist und sich seitwärts stellt, wo der Druck geringer ist.

Die Rosetten (*a*, *b*) reissen sich leicht von der Mutterrosette ab, wodurch sich *Pistia* vegetativ vermehrt. Manchmal geschieht es, dass das erste Blatt in der Tochterrosette und die Knospe an der Basis dieses Blattes lange unentwickelt ausruht. Die Achsen der Tochter- und Mutterrosetten sind ungemein verkürzt, so dass es den Anschein hat, als ob eigentlich ein Blatt aus der Basis der anderen herauswachsen würde.

Wenn die Pflanze in das Stadium (6) herangewachsen ist, so fängt sie gewöhnlich an zu blühen. Die Infloreszenz besteht aus einer ganz kurz gestielten Spatha (Fig. 8), welche unten von der Seite durch ein kleines Vorblatt (*a*) gestützt wird. Im Innern der Spatha befindet sich der Fruchtknoten (Fig. 9, *a*), welcher mit der Narbe (*d*) endigt. An den Fruchtknoten wächst der Stiel des, 4 Staubbeutel tragenden Synandriums an; die Staubbeutel tun sich am Ende mittels einer runden Öffnung auf. Diese 4 Staubbeutel entsprechen offenbar zwei zusammengewachsenen Staubgefässen. Unter den Antheren befindet sich der Nektarienkragen (*b*).

Die, einer kleinen, weissen Blüte ähnliche Infloreszenz kommt zwischen den Blättern scheinbar aus deren Achseln hervor, obzwar sie ein wenig aus der Mediane seitwärts gerückt ist. Tatsächlich aber ist sie, wie es bei den Araceen der Fall zu sein pflegt, terminal. Hinter dem Blütenstand sitzt eine grosse, dreieckige Knospe, welche von einem häutigen Niederblatt umhüllt ist (*b'*, Fig. 11). Diese Knospe ist, wie das grüne Blatt (*l*), abermals von einem häutigen Niederblatt umhüllt (*b*). Dieses Niederblatt, dann das Laubblatt (*l*) und das Vorblatt (*a*) gehören zu der gemeinsamen Infloreszenzachse (*m*, *o*), so dass die Knospe (*b*) aus des Achsel dieser Achse und des Niederblattes (*b*) hervorragt und abermals mit einer Infloreszenz endet. Infolgedessen ist die blühende Rosette der Pistia ein Sympodium. Jedes Glied dieses Sympodiums trägt stets ein Niederblatt (*b*),*) ein grünes Blatt (*l*) und ein kleines Vorblatt (*a*). In der Achsel des Blattes, welches mit einem kleinen, häutigen Nebenblatt (*s*) versehen ist, wächst eine kleine, vegetative Knospe (*r*).

Vergleichen wir nun die Verhältnisse bei der Gattung *Pistia* mit der oben beschriebenen Entwicklung der Gattungen *Lemna* und *Spirodela*. Aus der Blattachsel wächst bei *Pistia* eine schwimmende Rosette. Denken wir uns, dass diese Rosette nur aus einem einzigen Blatte und aus einer verkümmerten Knospe bestünde (wie es in der Wirklichkeit manchmal geschieht) — und wir haben dann ein Glied der *Lemna* (*f*). Die Seitenknospen bei *Pistia* drücken sich aus der Mediane seitwärts; bei *Lemna* sind sie so stark seitwärts gedrückt, dass sie bis in den seitlichen Taschen Platz genommen haben. Der Verlauf der Nerven auf den Blättern von *Pistia* und *Lemna* ist ähnlich. Die Glieder des Sympodiums bei *Pistia* tragen in der Regel das häutige Niederblatt und das grüne Laubblatt. Auch die Achsel-

*) Diese Niederblätter sind eigentlich Nebenblätter, zu welchen wir uns die grüne (abortierte) Spreite hinzudenken müssen.

rosette der *Pistia* fängt mit einem Niederblatt und nach diesem mit einem grünen Laubblatt an. Die Glieder der *Spirodela* tragen ebenfalls vorerst ein häutiges Niederblatt (7, *a*, *b*) und hinter ihm ein grünes Laubblatt. Die Infloreszenz bei *Lemna* ist von einer Spatha umgeben, wie bei *Pistia* und besteht oft auch aus 2 Staubgefässen und einem Fruchtknoten. Das erste Blatt auf der keimenden *Pistia* ist dem ersten Blatte auf der keimenden *Lemna* ähnlich. Die ganze Keimungsgeschichte bei *Lemna* hat mit jener von *Pistia* auffallend viel Ähnlichkeit.

Aus diesen unleugbaren Fakten geht hervor, dass *Lemna* und *Pistia* nahe verwandt sind, dass die »Glieder« der *Lemna* wirkliche Blätter sind und der Achselknospe angehören, welche an der Basis der Blätter vollständig abortiert hat, so dass von der ganzen Rosette bloss ein einziges Blatt übrig geblieben ist. Aus der Achsel dieses Blatts (in der Tasche) bildet sich eine neue Knospe, welche wiederum verkümmert und ein einziges Blatt hervorbringt u. s. w. Nur im Blütenstadium entwickelt sich tatsächlich eine Achselknospe zu einer Infloreszenz, in welcher jedoch sowohl das Niederblatt als auch das Laubblatt der *Pistia* abortiert und nur die Spatha sich erhalten hat. Hier wird uns allerdings der Umstand problematisch, wieso es kommt, dass sich in der Achsel (»des Gliedes«) bei *Lemna* zwei Knospen beiderseits bilden. Ich lege mir dies ähnlich aus, wie bei der keimenden *Iris* (Fig. 205), wo sich 2 Seitenknospen gebildet haben. In beiden Fällen ist aus dem Blatt (Keimblatt) ein Terminalgebilde geworden, welches gleichmässig auf zwei Seiten neue Knospen bildet.

Dass die sogenannten »Glieder« der Lemna wahre Blätter sind, geht auch daraus hervor, dass sich neue Glieder an der Basis unter den beiden Seitennerven des alten Gliedes bilden, so dass man den unterhalb der Verbindung der drei Nerven befindlichen Gliedsteil als an der Achse herablaufende Blattränder ansehen muss, welche dort endigen, wo sich alle drei (oder mehrere) Nerven im Gliede vereinigen. Einen wichtigen Beleg für die Blattbeschaffenheit der sog. Glieder finden wir auch darin, dass das erste unbestreitbare Blatt an der keimenden *Lemna* (B, *pl*) vollständig die Gestalt der weiteren Glieder hat und wie diese ein neues Glied hervorbringt.

Aus diesen Umständen ersehen wir, dass die Familie der *Lemnaceen* bloss einen reduzierten Typus der Familie der *Araceen* vorstellt und dass sie eigentlich direkt zu der letztgenannten Familie gerechnet werden sollte. Die Gattung *Pistia* lässt sich wenigstens verwandtschaftlich von den Lemnaceen nicht trennen. Die Reduktion aller vegetativen und Blütenorgane geht im Reiche der Phanerogamen bei den Lemnaceen am weitesten, denn bei der G. *Wolffia* besteht die ganze Pflanze nur aus einem einzigen Gliede (Blatt), welches weder Niederblätter noch Wurzeln trägt und auch aller Spaltöffnungen und Nerven bar ist, so dass sie eigentlich einen gleichmässigzelligen Thallus der niedrigst organisierten Kryptogamen darstellt. In der Vertiefung (*C*) des Gliedes bei Wolffia zeigt sich zuletzt bloss ein Fruchtknoten und ein Staubgefäss, welche einzig und allein davon

Zeugnis ablegen, dass man es hier mit einer Phanerogame zu tun hat. Wenn wir die übrigen Gattungen aus der Familie der *Lemnaceen* und wenn wir die Gattung *Pistia* nicht kennen würden, so wäre es für die Botaniker aller Zeiten ein Ding der Unmöglichkeit, zu beurteilen, dass die sonderbare *Wolffia* eigentlich in die Verwandtschaft der Gattung *Arum* gehört. Niemand würde auch imstande sein, zu beurteilen, dass das Staubgefäss und der Fruchtknoten der G. *Wolffia* eigentlich eine reduzierte Infloreszenz der G. *Acorus* sind.

In diesem Falle haben wir die einschlägige Erkenntnis einzig und allein nur der vergleichenden Morphologie und keiner sonstigen Wissenschaft oder Methode zu verdanken.*) Hier sehen wir zugleich auch, welche abenteuerliche Gestalt eine Pflanze infolge der Reduktion der Organe anzunehmen vermag. Deshalb müssen wir bei der Beurteilung der Verwandtschaft isolierter Familien, deren Blüten oder andere Organe reduziert sind, immer sehr vorsichtig zu Werke gehen. Hier kann nur die vergleichende Morphologie helfen und auf den richtigen Weg führen.

Wenn wir nach der Ursache forschen, warum der Urerzeuger der *Lemna* in der Gestalt einer *Pistia* sich so umgeformt hat, wie wir die *Lemna* heute sehen, so gelangen wir zu der Vermutung, dass hier die intensive vegetative Vermehrung bei *Lemna* die Hauptrolle gespielt hat. Diese Vermehrungsweise hat die geschlechtliche ersetzt, weil die Lemnen (wie bisher) nur selten wo zur Blüte gelangen und in den meisten Gegenden eben nur auf die vegetative Vermehrung angewiesen sind. Sie bildeten deshalb in der Regel eine grosse Menge von Achselrosetten, welche sich nicht einmal weiterentwickelten, sondern gleich hinter dem ersten Blatte sofort wieder zu Tochterrosetten aufwuchsen, so dass die Mutterachse allmählich verkümmerte.

Die Keimung der akotylen Pflanzen.

Bisher haben wir uns mit den verschiedenen Keimungsarten der Samen und ihrer Embryonen in den Fällen befasst, wo der Embryo in die wesentlichste Bestandteile der vollkommenen Keimpflanze (Keimblätter, Vegetationscheitel, Hypokotyl und Wurzel) differenziert ist. In solchen Fällen, wo irgend ein Bestandteil eines derartigen Embryos abortierte, entwickelte sich der übrige Körper des Embryos ziemlich vollkommen, indem er auch ganz zusammengesetzte Gewebe enthielt. Wir wollen uns nun mit solchen Pflanzen beschäftigen, deren Embryonen sich im Embryosack überhaupt nicht so ausgegliedert haben, dass wir an denselben einen von den genannten Bestandteilen zu bemerken vermöchten. Der ganze

*) Dem möge auch Goebel Achtung schenken.

Embryo besteht häufig nur aus einigen gleichartigen Zellen, welche in dem Komplexe der Nährzellen eingebettet sind. So besteht der Embryo der *Monotropa Hypopitys* nur aus 5—9 Zellen, der Embryo der Gattung *Burmannia* aus 10 Zellen, welche von einigen grossen Endospermzellen umgeben sind, die Embryonen der *Balanophoraceen* weisen eine noch geringere Anzahl von unbedeutenden Zellen auf, welche in dem Endosperm eingeschlossen sind.

Man hat früher vermutet, dass alle parasitischen Pflanzen unvollkommen entwickelte Samenkeime enthalten, was allerdings unrichtig ist, denn wir haben schon früher gesehen, dass *Viscum*, *Cuscuta* und die Gattung *Cassytha* und von den Scrophulariaceen die Gattung *Lathraea* ganz vollkommene Keime haben. Im Gegenteile können wir aber sagen, dass Pflanzen, welche unvollkommene Embryonen besitzen, insgesamt Parasiten oder wenigstens Saprophyten sind. Die Samen solcher Pflanzen sind durchweg sehr klein, häufig einem feinen Pulver ähnlich (Orchidaceen, Orobanche, Pirola), dann aber auch immer in ungeheuerer Menge in den Früchten vorhanden.

Wenn wir der Ursache der unvollkommenen Entwicklung der Embryonen dieser Pflanzen nachforschen, so können wir dieselbe bald auffinden. Diese Pflanzen leben entweder als Parasiten direkt auf anderen Gewächsen, oder im pflanzlichen Humus. Als Parasiten müssen sie sich nach der Keimung vor allem darum kümmern, solche Organe hervorzubringen, vermittelst welcher sie mit dem Wirte in Verbindung zu gelangen vermögen, damit die aufwachsende Pflanze keinen Mangel an genügender Nahrung habe, da die Pflanze selbst durch Assimilation sich Nahrung zuzubereiten ausserstande ist. Und was die Humuspflanzen (Orchideen, Pirolaceen) anbelangt, so sind sie zwar grün und selbständig lebend, aber in der ersten Jugend sind sie auf Nahrung aus dem Humus angewiesen, weshalb sie früher ein Übergangsstadium bilden, welches mehr oder weniger lang im Humus vegetiert und die Reservestoffe speichert, aus denen dann die aus dem ersten Stadium herausgewachsene oberirdische Pflanze zu leben vermag. Es scheint ausserdem, dass vielleicht bei allen genannten Humuspflanzen (bezüglich einer grossen Anzahl derselben wurde es bereits nachgewiesen) die unterirdischen Wurzeln, Rhizome und Knollen in Symbiose mit verschiedenen Mykorhizen leben, welche das erspriessliche Wachstum der oberirdischen Pflanze bedingen.

In keiner Beziehung aber dürfen wir vom Standpunkte der Systematik aus glauben, dass die Abortierung der Embryonen und oft auch ganzer Eichen (Balanophoraceen) etwa ein Zeichen niedrigerer systematischer Stufe der betreffenden Pflanzen sei. *Pirola* z. B. und *Orchis* sind gewiss morphologisch und systematisch vollkommen entwickelte Pflanzen, so dass die embryonale Reduktion hier nur eine biologische Adaptation von untergeordneter phylogenetischer Bedeutung ist.

Die Samen der Akotylen sind winzig klein (bei Dendrobium attenuatum wiegt nach Beccari ein Same bloss $^1/_{200}$ *mg*) und sind dieselben in ungeheuerer Menge in der Frucht vorhanden. Der grosse Samenvorrat in den Früchten dieser Pflanzen dient dazu, um deren Verlust zu ersetzen, denn nur ein ganz unbedeutender Teil derselben gelangt in so günstige Verhältnisse, dass deren Aufkeimung zu neuen Pflanzen möglich wird.

Die Keimung der Samen der akotylen Pflanzen kann man unter allen Umständen als eine grosse Seltenheit bezeichnen, weshalb sich auch alle auf verschiedenartige vegetative Weise vermehren. Wenn sich auch nur aus der Hälfte aller Samen, welche in den fruchttragenden Ähren unserer heimischen Arten der Gattung *Orchis* zur Reife gelangten, blühende Individuen entwickeln würden, so müssten diese Arten in einigen Jahren alle Wiesen ganzer grosser Gebiete in ungeheuerer Menge bedecken und jede andere Vegetation verdrängen. Aber wir wissen aus Erfahrung, in welch kleiner Anzahl die Orchideen stets auf ihren Standorten vorkommen, wie leicht sie einer anderen Vegetation unterliegen und wie leicht sie ausgerottet werden können.

Bisher ist bei den Pirolaceen die Keimung überhaupt — mit alleiniger Ausnahme des von uns bei *Pirola secunda* untersuchten Falles — nicht beobachtet worden. Alle Versuche, z. B. die Samen von *Monesis grandiflora* zur Keimung zu bringen, schlugen fehl. Ich selbst habe mich viele Jahre hindurch mit ähnlichen Versuchen stets erfolglos abgegeben. Dieses Pflänzchen vermehrt sich allerdings ausgiebig durch Prokaulome, weshalb sie der Samen nicht bedarf. Die Enthüllung des Geheimnisses der Keimung der Gattung *Monesis* wäre hochbedeutsam nicht nur in morphologischer, sondern auch in biologischer Beziehung, denn die Umstände, unter denen ihre Samen zur Keimung gelangen können, müssen ganz eigenartig sein.

Sehen wir uns nun die hauptsächlichsten Typen der akotylen Samen näher an. Es sind dies nachstehende Familien und Gattungen, wo sie vorkommen: Die *Orchidaceae*, *Burmanniaceae*, *Pirolaceae*, von der Familie der *Rhodoraceen* wahrscheinlich die Gattungen *Bejaria* und *Cladothamnus*, weiter die *Lennoaceae*, in der Familie der *Gentianaceen* die Gattungen *Leiphaimos* und *Voyria*, ferner die *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae*, *Hydnoraceae* und *Orobancheae*.

Eine besondere Keimungsweise der Samen in der Familie der *Orchidaceen* hat zuerst Salisbury (Annals of Linn. Societ. VII) beschrieben, obzwar er manches nicht richtig aufgefasst hat. Nach ihm hat dieses Studium Link und noch gründlicher und mit gewohnter Akkuratesse Irmisch (im J 1853) vorgenommen.

Die Samen in der Familie der *Orchidaceen* unterscheiden sich von allen anderen dadurch, dass in denselben kein Nährgewebe (Endosperm) differenziert ist. Die Samenschale (Testa) bildet hier eine überaus feine und aus dünnwandigen und leeren Zellen zusammengesetzte Hülle in Gestalt einer Blase oder eines geflügelten Randes (Fig. 221), welche zum

Fig. 221. Orchideensamen. Links **Sobralia macrantha** im ersten Keimungsstadium, b, c) Testa, a) Knöllchen. **Pelexia adnata** (in der Mitte), **Haematorchis altissima** Bl. (rechts) Vergr. (Nach Beer.)

Fliegen in der Luft dienlich ist. In der Tat erheben sich die Samen der hieher gehörigen epiphytischen Arten als Staub in der Luft. In der Mitte befindet sich ein kugeliges Körperchen, welches aus gleichgestalteten parenchymatischen Zellen in verschiedener Anzahl besteht. Das ist der eigentliche Embryo, an welchem kein Endosperm und auch sonst kein anderes Organ unterschieden werden kann. Bei der Keimung beginnt das Körperchen zu wachsen oder sich auch zu verlängern (Fig. 221), wobei es die zarte Hülle durchreisst, die dann abfällt. Das, einem Knöllchen ähnliche Körperchen besitzt keine differenzierte Wurzel, sondern der untere Teil trägt bloss Wurzelhaare. Es ist also hier ein ähnlicher Fall, wie wir denselben bei den Keimpflanzen der Podostemonaceen sehen werden. Nach einiger Zeit wölbt sich exogen am oberen Ende ein kegelförmiger Höcker, welcher sich in ein hohles Öhrchen verwandelt (das erste Phyllom — also ein Keimblatt). In dieser Höhlung beginnt sich das zweite Blatt zu bilden, wobei sich bereits die Achse namhaft verlängert. Bei unseren einheimischen Orchideen ist das Knöllchen chlorophyllos, weil es unter der Erde lebt, später verwandelt es sich in eine bleiche Wurzelknolle. In der Jugend ist das Knöllchen auch mit Wurzelhaaren bedeckt, welche aber nach der Entstehung der Adventivwurzeln verschwinden. Nach den Beobachtungen Irmischs und Beers keimen unsere einheimischen Arten der Gattung *Orchis* ursprünglich auch auf der Oberfläche der Erde (Fig. 222), aber später, wenn sich die erste starke Adventivwurzel oberhalb der Knolle gebildet hat, zieht diese Wurzel die Knolle unter die Erdoberfläche dadurch herab, dass sich deren oberer Teil stark verkürzt, wodurch sie eine runzelige, geringelte Oberfläche erhält. Das Knöllchen wächst zur Grösse und Gestalt der gewöhnlichen Wurzelknollen, wie sie bei der Gattung *Orchis* zu sehen sind, heran und gerät schliesslich tief unter die Erde (Fig. 235). Die ringelförmige Verkürzung der Adventivwurzeln muss hier also sehr intensiv wirken, um den Druck der Erde zu überwinden. Aber ein ähnliches Hineinziehen der

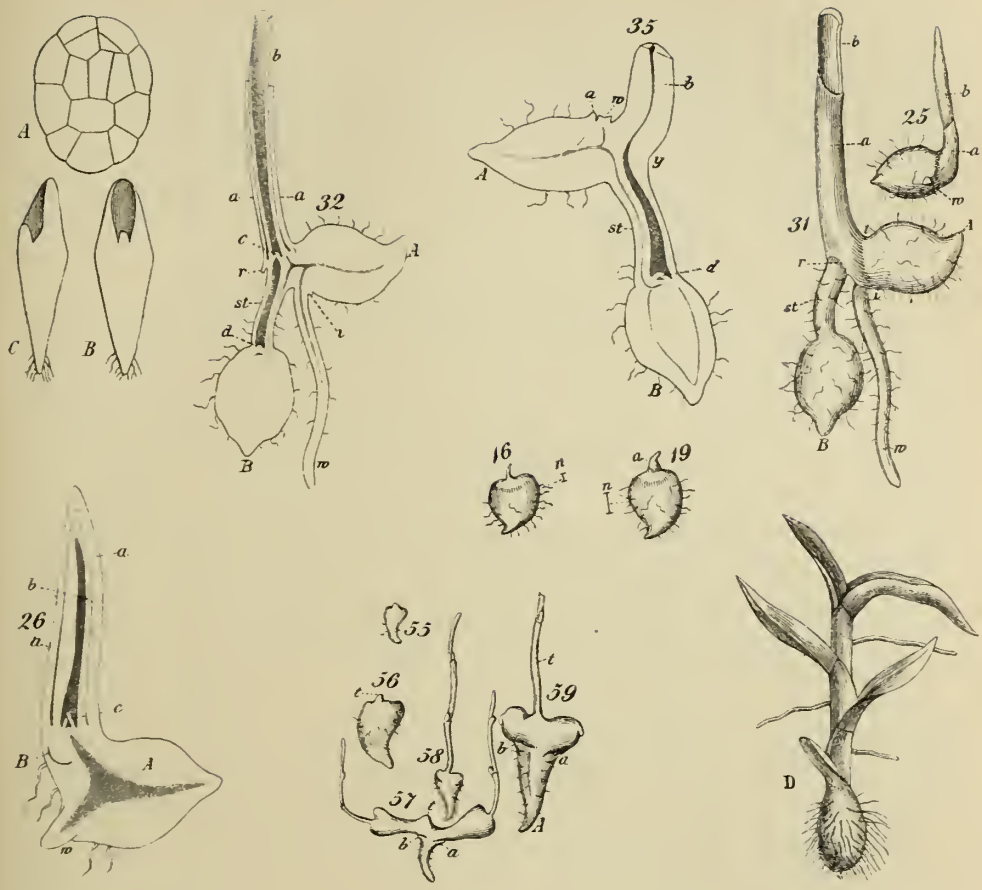


Fig. 222. Keimungsgeschichte der **Orchideen.** A) Embryo von **Listera ovata.** B, C) Keimling von **Platyclinis glumacea.** D) **Sarcanthus rostratus,** Keimpflanze im älteren Stadium (Beer). 16—35) **Orchis militaris,** A) Knöllchen, w) Wurzel, a) Kotyledon, b—c) Blätter (Schuppen), B) Seitenknolle, st) deren Stiel, d) Achselknospe, r) Hüllhaut, i) Insertionsstelle vom Kotyledon a. 55—59) Keimung des **Epipogon aphyllum,** a) Kotyledon, b) erstes Blatt, A) Hauptwurzel, t) Hauptspross. (Nach Irmisch.)

Knollen und Zwiebeln unter die Erdoberfläche können wir auch bei anderen Gattungen beobachten (z. B. bei *Colchicum*, *Muscari*, *Narcissus*, *Tulipa*, *Allium*, *Crocus*).

Eine Ausnahme von dieser normalen Keimung bilden nach Pfitzer die Samen der Gattung *Platyclinis* und nach Treub die Samen der Gattung *Sobralia*, welche schon vor der Keimung ein differenziertes Keimblatt und in demselben einen Vegetationsscheitel zeigen, so dass also hier eigentlich ein vollkommen entwickelter Embryo (Fig. 222, B, C) vorhanden ist. Einen anderen merkwürdigen Fall beschreiben Prillieux und Rivière an den Samen der Gattung *Angraecum*. Hier entstehen an dem aufgekeimten Knöllchen zwei Knospen, welche sich langsam zu einem walzenförmigen Gebilde verlängern, das den Rhizomen der Gattungen *Corallorhiza* und

Epipogon ähnlich ist. Erst auf diesem Gebilde entwickeln sich die definitiven Knospen für die oberirdischen Pflanzen. Nach dem Aufwachsen derselben stirbt das rhizomartige Gebilde gänzlich ab. Weil die beiden Knospen an der Knolle mit einem normalen Keimblatt beginnen, so kann es sich hier nur um Rhizome von derselben Art, wie bei Corallorhiza handeln. Mehrere Knospen an der Knolle beschreibt übrigens auch Raciborski.

Die weitere Entwicklung des jungen Pflänzchens bei der Gattung *Orchis* erfolgt nach Irmisch folgendermassen:

Nach dem ersten Keimblatt (25, 26) bilden sich frühzeitig in der aufwachsenden Knospe an der Knolle weitere Blätter (*b*, *c*). Zu dieser Zeit kann man bereits endogen sich differenzierende Seitenwurzeln (*w*) und eine stärkere Wurzel (*B*) unter dem Blatte (*b*) bemerken. Die erste (*w*) verlängert sich zu einer langen, dünnen Wurzel, welcher dann eben die Aufgabe zufällt, das Pflänzchen unter die Erde herunterzuziehen. Die andere Wurzel verwandelt sich bald in eine kugelige Knolle. Oberhalb dieser Wurzel, im ersten Entwicklungsstadium bildet sich gleichzeitig die Achselknospe in der Blattachsel (*b*). Nach vollständiger Entwicklung der kugeligen Knolle (*B*), welche mit der Mutterachse mittelst eines verengten Stieles in Verbindung steht, sehen wir, dass die Achselknospe (*d*) sich aus der Achsel auf den Scheitel des Knöllchens verschoben hat. Zu demselben führt sodann ein hohler Kanal (32, 33). Richtig genommen, ist eigentlich keine Verschiebung dieser Knospe eingetreten, da nur eine namhafte Verlängerung ihrer Basis und jener des Stützblatts stattgefunden hat, was auf Fig. 33 gut sichtbar ist, denn auf der Unterseite erblickt man deutlich das Gefässbündel, welches als Zweig aus dem Bündel der Mutterachse ausläuft.

Hiermit ist die Entwicklung der jungen Pflanze für das heurige Jahr beendet; im Herbste stirbt alles ab und bleibt bloss die kugelige Knolle (*B*) mit der zugehörigen Erneuerungsknospe (*d*) übrig. Im nächsten Frühjahr beginnt dann aus dieser Knolle die neue beblätterte Pflanze aufzuwachsen, welche bis zum Winter eine neue Seitenknolle mit der Knospe für das dritte Jahr bildet. Und auf diese Weise geht es weiter. Infolgedessen finden wir auf jedem Individuum der Gattungen *Orchis*, *Gymnadenia*, *Ophrys* u. a. immer zwei Knollen, eine verschrumpfte vom Vorjahre und eine frische, diesjährige. Die Entwicklung des längeren Knollenstieles auf der jungen Pflanze dient dazu, dass die Versenkung der jungen Pflanze in die Erde noch mehr unterstützt werde.

Wenn wir der morphologischen Bedeutung der Keimpflanzen bei den Orchideen nachforschen, so gelangen wir zu der Erkenntnis, dass eigentlich der ungegliederte Embryo im Samen nicht weit von der Erlangung der normalen Gestalt der Embryonen anderer monokotyler Pflanzen (z. B. der Liliaceen) entfernt ist. Der Fall mit der schon erwähnten *Platyclinis* verdeutlicht uns dies hinreichendermassen. Es ist nur notwendig, dass der obere Teil des kugeligen Körperchens sich zum ersten Keimblatt verlängere und der untere Teil sich ebenfalls ein wenig strecke — und wir haben

den Embryo der Liliaceen. Die Partie unter dem Keimblatt kann man als Hypokotyl, oder als Hauptwurzel, oder als beides ansehen, nur dass hier das Hypokotyl und die Wurzel sich voneinander nicht differenzieren und dass wir die charakteristische Wurzelhaube am Ende nicht vorfinden. Diese musste sich allerdings nicht entwickeln, weil sie nicht notwendig ist, denn der Zweck des unteren Teils ist nicht, weiter in die Länge zu wachsen, sondern sich in eine Knolle zu verwandeln, welche die junge Pflanze ernährt. Diese Knolle hat vollständig die Gestalt der, bei den Orchideen vorkommenden kugeligen Wurzelknöllchen, welche sich später an der Basis der aufgewachsenen Pflanzen entwickeln. Wir können also mit Recht den Schluss ziehen, dass wenigstens bei den unterirdischen Orchideen der, unter dem Terminalkeimblatt befindliche Teil des Embryos ein Wurzelgebilde sei. Auf dem Keimling des *Epipogon* vertritt tatsächlich diese Knolle eine verlängerte, echte Hauptwurzel. Davon legt endlich auch der Umstand Zeugnis ab, dass bei den Monokotylen gewöhnlich das Hypokotyl nicht einmal entwickelt vorliegt, wohl aber immer eher die Hauptwurzel, welche gleich unter dem Keimblatt beginnt. Bei den epiphytischen Arten, welche auf der Rinde der Bäume frei aufsitzen, verbleibt die aufgekeimte Knolle stets auf der Oberfläche des Substrats, an welches sie auch mittelst besonderer Rhizoiden sich anheftet. In diesen Fällen gelangt auch keine Wurzelknolle zur Entwicklung.

Sonderbar ist der, bei der Gattung *Angraecum* beschriebene Fall. Leider konnte ich diese Sache nicht selbst untersuchen, aber nach der Beschreibung und graphischen Darstellung der Autoren ist wohl folgendes Urteil zulässig: entweder entstanden an dem Keime zwei Vegetationsscheitel, welche sich in zwei wahre Rhizomachsen auf die Art wie bei den Gattungen *Corallorhiza* und *Epipogon* verlängerten (und dann wäre an der Sache nichts abnormales) — oder es hat sich wirklich die Embryonalknolle in eine Art von Prokaulom verwandelt, an welchem erst die Achselknospen entstehen werden. In diesem letzteren Falle hätten wir da etwas ähnliches, wie bei den Balanophoraceen oder Pirolaceen.

Die Keimpflanzen der Gattung *Epipogon* (E. aphyllus) beginnen zwar nach Irmisch ähnlich wie *Orchis* zu keimen, sie bilden nämlich ebenfalls das Keimblatt (55—59 *a*) und das erste Blatt (*b*), allein in der Achsel derselben entstehen frühzeitig zwei knollenförmige Körperchen, welche mit kleinen Terminalknospen abschliessen — es sind dies die zwei Zweige des korallenförmigen Rhizoms. Die mittlere Hauptknospe des Keims (*t*) verkümmert entweder oder sie verlängert sich zu einer dünnen, vertikalen, mit Schuppen besetzten Achse. Interessant hiebei ist also, dass die Keimpflanze der Gattung *Epipogon* eine wahre Wurzel besitzt, welche allerdings gleich im ersten Jahre verschwindet. Auf dem korallenförmigen Wurzelstock entstehen, wie bekannt, später keine Wurzeln mehr.

In ganz verschiedener Weise erfolgt die Keimung bei den Samen der Gattung *Orobanche*. Diese Entwicklung hat im J. 1887 L. Koch sehr

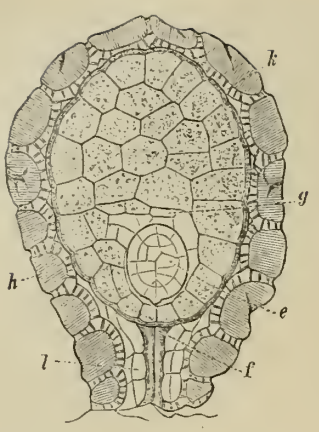


Fig. 223. Same von **Orobanche Hederae** im Längsschnitt, e) Embryo, g) Endosperm, k) Aussenwand des Endosperms, h) Testa, f) Embryosacküberreste. Vergr. (Nach L. Koch.)

eingehend beschrieben und seinem Werke entnehmen wir folgende Nachrichten. Die Samen (Fig. 223) der Gattung *Orobanche* sind ausserordentlich klein und in grosser Menge in den reifgewordenen Kapseln eingeschlossen. Die Samenschale (Testa) besteht aus einer Schicht grosser Zellen, welche das mächtig entwickelte Nährgewebe (Endosperm) bedeckt, in dem der kugelige, verhältnismässig kleine Embryo eingeschlossen ist. An diesem sehen wir bloss einen Komplex von Zellen, ausserdem ist aber von sonstigen anderen, differenzierten Organen keine Spur.

Die in einen Boden, in welchem die Wirtpflanze wächst, gelangten Samen dringen, wahrscheinlich mit Hilfe des Regens durch die Erde bis zu den Wurzeln des Wirts. Das kann auch lang (einige Wochen, ja Monate) dauern, weshalb die Samen geraume Zeit keimfähig bleiben und sich gegen verschiedene äussere Einflüsse sehr resistent erweisen. Wenn sie in die Nähe der zarten Wurzeln des Wirts gelangen, so keimen sie sofort zu einem fadenförmigen, vielzelligen Ausläufer auf, welcher weder die Eigenschaft eines Rhizoms, noch jene einer Wurzel hat und aus einem gleichartigen, parenchymatischen Gewebe besteht; bloss an der Oberfläche sind in einer Schicht Epidermiszellen unterscheidbar. Dieses Organ (Prokaulom) berührt am Ende die Oberfläche der Wirtwurzel und gleich darauf treibt es in diese vertikal das sogenannte Haustorium, welches bis zu den Gefässbündeln der Wurzel dringt, von wo es sodann die Nährstoffe aufnimmt. Zu dieser Zeit bilden sich auch im Innern des Haustoriums Streifen von Leitgewebe, und oberhalb des Haustoriums an der Wurzel beginnt das Prokaulom zu einem kugeligen, knollenförmigen Gebilde aufzuwachsen (Fig. 224, VI.). Der hinter dem Haustorium befindliche Teil der Wirtwurzel stirbt in der Regel ab.

Das knollenartige Gebilde des Prokauloms ist je nach der Art verschieden gross und auch von verschiedener Gestalt. Es ist aber stets makroskopisch und erreicht manchmal auch die Grösse einer Walnuss, ja es wird noch grösser. Die grössten derartigen Gebilde hat von unseren einheimischen Arten *Orobanche Hederae*. Wenn die Prokaulomknolle genügend aufgewachsen ist, so beginnen sich auf deren Oberfläche ein oder mehrere Höcker für die blühenden oberirdischen Stengel zu bilden. Diese legen sich durchweg endogen an, indem sie schliesslich das obere Gewebe in einigen Schichten (Fig. II) zerreissen. Aus diesen Knospen wächst endlich der stattliche, vertikale, meistenteils einfache, nicht ergrünte, mit

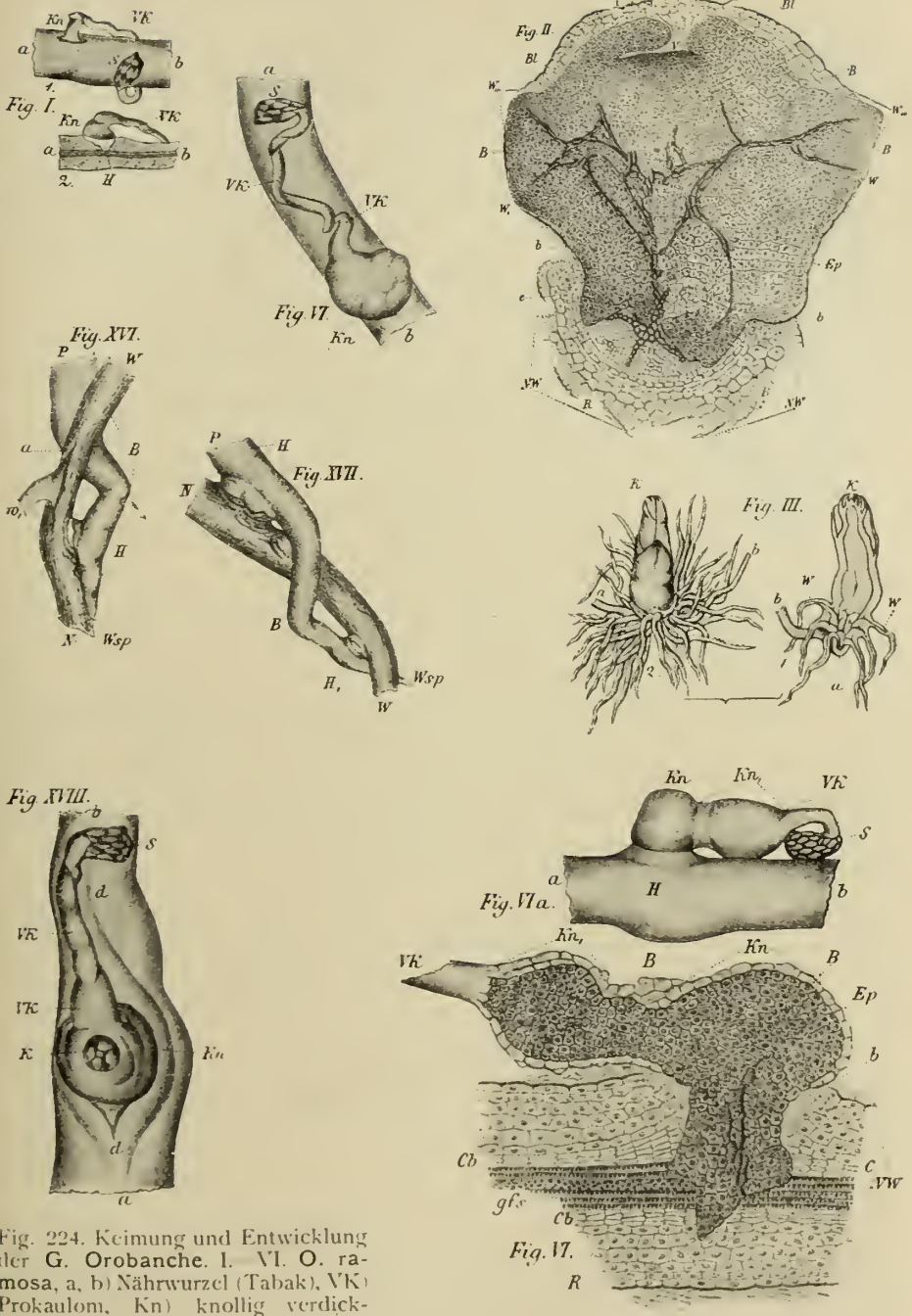


Fig. 224. Keimung und Entwicklung der G. Orobanche. I. VI. O. ramosa, a, b) Nährwurzel (Tabak), VK) Prokaulom, Kn) knollig verdicktes Prokaulomende, H) primäres Haustorium, S) Same. II) In der Prokaulomknolle endogen angelegter Blütenspross (O. speciosa), Durchschnitt. XVIII) Endogen entstehender Blütenspross (K). III) Junger Blütenspross mit zahlreichen Wurzeln (W) aus der Knolle. XVI) Die Orobanche-Wurzel windet sich um die Wirtwurzel (W, N, bei Wsp) bildet sich ein Haustorium. XVII) Die Orobanche-Wurzel windet sich zweimal um die Wirtwurzel und bildet zwei Haustorien (H). (Nach L. Koch.)

häutigen Schuppen bedeckte und mit einer Blütenähre abgeschlossene Stengel auf.

Gleichzeitig mit der Anlage der Stengelknospen wachsen aus der Prokaulomknolle zahlreiche, dicke, lange Wurzeln, welche dann an der Stengelbasis gleichsam ein vielfältig verwebtes Nest bilden. Diese Wurzeln entstehen aus der Prokaulomknolle exogen, enthalten in der Achse auch einen Streifen von Gefässbündeln, aber keine Wurzelhaare und keine Wurzelhaube (oder nur eine rudimentäre), wie die wahren Wurzeln anderer Pflanzen. Sie bleiben entweder einfach oder können sich auch am Ende verzweigen, aber wieder nur exogen.

Diese Wurzeln sind gegenüber den Wirtwurzeln ungemein empfindlich, denn wo immer sie die letzteren berühren, dort legen sie sich sofort an dieselben an und treiben sie ein Haustorium. So geschieht es, dass sie sich um die Wirtwurzel spiralförmig herumschlingen, wobei sie sich in Abständen an deren Oberfläche ansaugen. Mittels dieser Wurzeln kann sich die *Orobanche* auch vegetativ vermehren und perennieren. Oberhalb der Stellen, wo die Ansaugung erfolgte, kann nämlich eine neue Knolle entstehen, aus der abermals ein neuer Stengel aufwächst.

Die Prokaulomknollen der genannten *Orobanche Hederae* dauern auch das zweite Jahr an ihrem Wirt aus, während die, auf einjährigen Wirten lebenden Orobanchen natürlicherweise auf den Winter samt dem Wirte zugrunde gehen. Aber auch an anderen perennierenden Pflanzen lebende Orobanche-Arten können 2—3 Jahre ausdauern. Länger dauern sie wohl kaum aus — sicherlich wenigstens nicht auf derselben Wurzel oder demselben Stock, weil durch das Aussaugen des Saftes die Wurzel und ganze Umgebung des Wirts in Mitleidenschaft gezogen wird und nicht selten auch die ganze Wirtpflanze zugrunde geht.

Die Perennierung der *Orobanche* erfolgt mittels der Haustorien, welche in die Wirtwurzeln eingeschlossen sind. Gewöhnlich auf den Winter, wenn der Blütenstengel abgestorben ist, fallen auch die äusserlichen Teile des Prokauloms ab und nur der innere, in der Wirtwurzel verborgene Teil überdauert den Winter. Es kommt auch vor, dass das Haustorium sich nach verschiedenen Richtungen hin verzweigt und dass diese Zweige in den Wirtwurzeln weiterkriechen, ja dass sie sich gänzlich von dem mütterlichen Haustorium abtrennen und auf diese Weise einen neuen Stock des Parasiten anlegen.

Die perennierenden, aus Samen aufgegangenen Orobanche-Arten entwickeln sich zumeist im ersten Jahre bloss vegetativ und gelangen erst im zweiten Jahre zur Blüte. Die einjährigen Arten, welche mit dem Samen des einjährigen Wirts zugleich aufgehen, müssen noch in demselben Jahre aufwachsen, blühen und reifen.

Vergleichen wir nun die Keimung der Gattung *Orobanche* mit der Keimung anderer akotyler Pflanzen von morphologischem Standpunkte aus. Bei den Orchideen entwickelte sich aus dem unvollkommenen Keim

ein deutlicher, mit allen Merkmalen vollkommener Embryonen versehener Embryo. Die verspätete Entwicklung der Orchideen-Embryonen ist eigentlich dem verspäteten Embryo jener Pflanzen ähnlich, von denen wir gesagt haben, dass sich bei denselben häufig der eigentliche Embryo erst nach dem Reifwerden der Frucht im Samen heranbildet. Die Keimung der Samen bei der Gattung Orobanche aber stellt uns etwas ganz anderes vor. Hier gestaltet sich der aus dem Samen aufwachsende Keim nicht zu einer vollkommenen Keimpflanze, sondern zu einem unregelmässigen Körper, welcher häufig die Gestalt eines kleinen Fadens und später einer unregelmässig kugeligen Knolle hat, deren Ausläufer in die Wirtwurzel eindringt. Dieses neue Gebilde zeigt weder die Eigenschaften einer Wurzel, noch einer Achse, noch endlich eines Hypokotyls und trägt auch keine Keimblätter. Und auf diesem Gebilde wächst endogen die eigentliche blättertragende Achse als neue, scharf abgegrenzte Generation auf. Nicht selten wachsen auf demselben auch mehrere blättertragende Achsen. Auch die aus der Knolle des eben genannten Gebildes hervorkommenden Wurzeln sind nicht wahre Wurzeln im Sinne der Wurzeln anderer Phanerogamen, da sie exogen entstehen und eigentlich nur Verlängerungen oder Zweige der Knolle sind und sich im wesentlichen von dem ersten, aus dem Samen aufgekeimten Faden nicht unterscheiden. Sie verhalten sich auch wirklich so, wie Keimfäden. Wir haben ferner gesehen, dass die Knolle und deren Ausläufer selbständig, von der beblätterten Achse unabhängig leben.

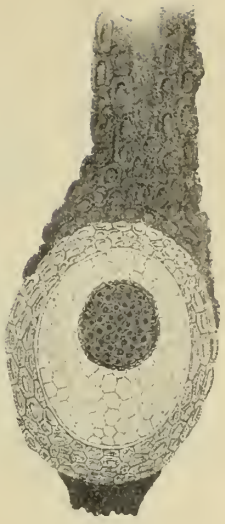


Fig. 225. **Thonningia sessilis,** Frucht, mit Endosperm und darin mit einem ungegliederten Embryo, im Durchschnitt. (Nach Lecomte.)

Alle diese Umstände führen uns zu der Überzeugung, dass wir es bei der Gattung *Orobanche* zuerst mit dem Fall zu tun haben, wo bei den Phanerogamen sich auf dem Keime des Samens eine besondere, vorläufige Generation (oder ein anderes Stadium) bildet, aus welcher die eigentliche beblätterte Achse als zweite Generation entsteht und welche auffallend ist durch die Ähnlichkeit mit dem Protonema der Laubmoose oder den Mycelien der Hymenomyceten. Wir haben also einen neuen morphologischen Begriff vor uns, welchem ich im Jahre 1892 den Namen Prokaulom gegeben habe und welchem wir, allerdings in noch erhöhterem Masse bei den nächstfolgenden Familien begegnen werden.

Die sonderbarsten Pflanzen sowohl in morphologischer als auch in biologischer Beziehung sind die in den tropischen Urwäldern lebenden Familien der *Balanophoraceen*, *Rafflesiaceen* und *Hydnoraceen*. Es sind dies durchweg an den unterirdischen Wurzeln der Bäume und Sträucher

lebende und deshalb anscheinend frei aus dem Waldhumus aufwachsende Parasiten. Die Balanophoren bedecken manchmal den Boden der Urwälder in grosser Menge und ähneln mit ihrem Äussern grossen Pilzen. Sie haben alle fleischige, dicke Stengel, welche in eine mächtige Ähre kleiner Blüten übergehen. Die ganze Pflanze ist nicht grün, sondern meistens lebhaft gefärbt. Das mediterrane *Cynomorium* z. B. ist ganz purpurrot. Die Eichen im Fruchtknoten sind ausnahmslos sehr unvollkommen entwickelt, da sie nicht einmal ein Integument besitzen (nur das eben genannte Cynomorium hat ein Integument). Die von dem Endokarp bedeckten, sehr kleinen Samen enthalten ein reichliches Endosperm, worin sich der Embryo in der Gestalt eines Kügelchens eingebettet befindet, welch letzteres aus einförmigen Zellen (Fig. 225) gebildet ist. Es ist also hier der Embryo abermals nicht in Keimblätter und Würzelchen differenziert. Eichler stellt die Balanophoren in die Verwandtschaft der Santalaceen, Hooker hat dem Cynomorium einen Platz in der Nähe der *Halorrhagidaceen* angewiesen.

Das Keimen der Pflanzen direkt aus dem Samen wurde bisher noch nicht beobachtet, aber die jungen Stadien verschiedener Arten sind sehr gut bekannt, so dass kein Zweifel darüber sein kann, dass diese Prokaulomstadien direkt aus dem Samen entstehen. Die vollkommenste Arbeit über die Balanophoraceen hat Eichler veröffentlicht und mit prachtvollen Abbildungen versehen. Das aus dem Samen aufgekeimte Prokaulom setzt sich an der Wirtwurzel fest und erhält die Gestalt grosser, bis mehrere Kilogramme schwerer Knollen von unbestimmter Gestalt (Balanophora, Sarcophyte, Scybalium, Rhopalocnemis). Die Knollen sind auf der Oberfläche rauh oder grindig und im Inneren von Gefässbündeln durchzogen, sie besitzen aber weder Wurzeln noch irgend welche Blattanhängsel. Tief unter der Oberfläche legen sich an mehreren Orten die Knospen für die aufrechten, beblätterten und blühenden Stengel an, welche schliesslich die Hülle der Knolle sprengen; diese Hülle bleibt dann an der Stengelbasis als zerfranster Kragen übrig (Fig. 226—227).

Fig. 226. **Rhopalocnemis phalloides** Jngh. ♂ Blütenkolben aus dem knolligen Prokaulom endogen hervorbrechend. (Nach Engler Fam.) Verkl.

Bei den Gattungen *Langsdorffia*, *Thonningia* und *Helosis*, dann bei der Art *Scybalium jamaicense* Sw. wachsen aus der Prokaulomknolle lange, walzenförmige, verschiedenartig geteilte Zweige (Fig. 228), welche gleichfalls weder Wurzeln, noch

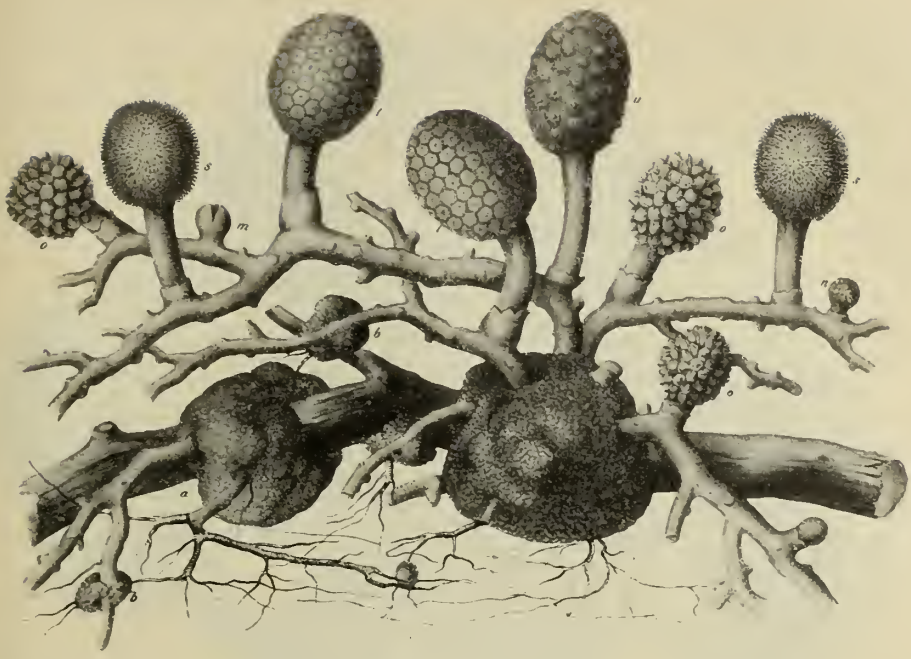


Fig. 227. **Helosis brasiliensis** Sch. E. Verkl. Aus einer Prokaulomknolle treten lange, verzweigte stielrunde Äste, aus welchen endogen Blütensprosse hervorbrechen (o, m, t, n); s) ♀ Blütenstand, u) ♂ Blütenstand; wo die Prokaulomäste die Nährwurzel berühren, dort (b) bildet sich neue Knolle. (Nach Eichler.)

Haare, noch Blätter tragen und welche, wo immer nur sie die Wirtwurzel berühren, sich an derselben sofort festsaugen und zu einer neuen Knolle anschwellen. Bei den Gattungen *Helosis* und *Thonningia* bilden sich nun die Stengelknospen endogen an den Seiten der Zweige, aus denen sie dann durchbrechen, indem sie an der Basis von einem lappigen Kragen umgeben sind. Bei der Gattung *Langsdorffia* entstehen die Stengelknospen am Ende der Zweige, allerdings wieder endogen.

Wenn wir diese Verhältnisse des Keimstadiums der Balanophoraceen mit der Gattung *Orobanche* vergleichen, so müssen wir zugeben, dass hier eigentlich das gleiche vorliegt, wie bei der *Orobanche*, nur in einem einigemal vergrösserten Masstabe. Die aus der Prokaulomknolle der Gattung *Helosis* hervorkommenden Zweige sind dasselbe, was die Wurzeln an der Knolle der Gattung *Orobanche*. Das Prokaulom bei dieser eben genannten Gattung war bisher nur schwach entwickelt, während es bei den Balanophoraceen ein grosses, zusammengesetztes, wichtiges Organ ist, welches allerdings weder unter den Begriff der Wurzel noch unter jenen der Achse fällt.

Eine noch grössere Ähnlichkeit hat das Prokaulom der Gattung *Cynomorium* (Fig. 229) mit dem Prokaulom bei *Orobanche*. Es ist fast von derselben Grösse und Gestalt und treibt an der Oberfläche, ebenso wie

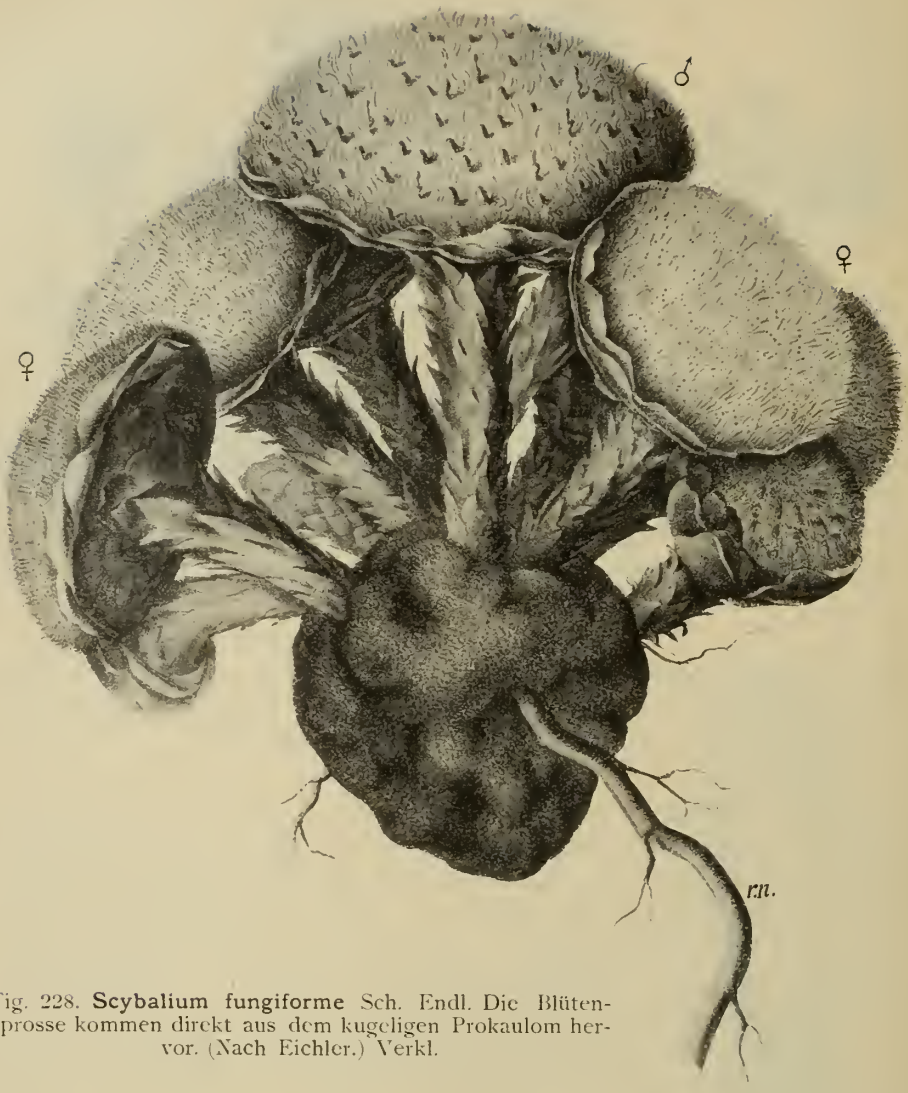


Fig. 228. **Scybalium fungiforme** Sch. Endl. Die Blütensprosse kommen direkt aus dem kugeligen Prokaulom hervor. (Nach Eichler.) Verkl.

Orobanche, dünne Würzelchen (beiläufig 1 *mm* dick), welche in ähnlicher Weise der Entsaugung an den Wirtwurzeln dienlich sind. Sie sind auch anatomisch und morphologisch ähnlich organisiert. Wedd e l l hat auch das Keimen der Samen bei der Gattung *Cynomorium* beobachtet. Aus dem Samen wächst ein fadenförmiges Prokaulom, welches, wenn es mit der Nährwurzel in Berührung kommt, zu einer kugeligen Knolle anschwillt, die sich mit dem Gewebe der Wurzel verbindet und erst später eine Knospe bildet, aus welcher der blütentragende Stengel aufwächst. Es ist daher der Keimungsvorgang bei der Gattung *Cynomorium* jenem bei der Gattung *Orobanche* ganz ähnlich und auch das zur vollständigen Ausbil-

dung gelangte Prokaulom der Gattung Cynomorium unterscheidet sich nicht von jenem der Gattung Orobanche. Wir sehen also deutlich, dass *Cynomorium* uns die morphologische Bedeutung der Prokaulome bei den Balanophoraceen erläutert.

Noch etwas müssen wir berühren. Von den Gattungen *Cynomorium* und *Lophophytum* wird gesagt, dass aus dem formlosen Prokaulom allmählich Schuppen auf den blütentragenden Stengel übergehen. Eichler stellt in der Tat *L. mirabile* mit sehr stark entwickelter knollenförmiger Basis dar, welche sich allmählich in einen dicken, ebenfalls starken Blütenstengel verschmälert; die Blattschuppen übergehen allmählich in Parastichen von der Knolle auf den Stengel. Es könnte da allerdings scheinen, dass es keinen scharfen Unterschied zwischen Prokaulom und beblätterter Achse gibt, da eines in das andere übergeht. Mir selbst ist diese Sache aus der blossen Beschreibung der Autoren nicht klar, aber nach der Stetigkeit, mit welcher die endogene Anlage und die Differenzierung der beblätterten Achsen von dem Prokaulom bei den oben erwähnten zwei Familien, sowie bei den folgenden vor sich geht, glaube ich, dass auch beide Fälle bei *Cynomorium* und *Lophophytum* auf dieselbe Weise ausgelegt werden können. Es wäre daher von höchster Wichtigkeit, die ersten Stadien des keimenden Prokauloms beider Gattungen zu studieren und zu ergründen, wo und wie sich die Knospen in den ersten Anfängen auf dem Prokaulom bilden, dann wo die ersten Blätter (Schuppen) zum Vorschein gelangen. Solange als dies alles nicht genau bekannt sein wird, können beide genannten Gattungen von dem allgemeinen Begriffe der Familie der Balanophoraceen nicht ausgenommen werden.

Die Familie der *Hydnoraceen* (Fig. 230) enthält nur wenige Arten, (lediglich in 2 Gattungen), welche als Parasiten auf den Wurzeln verschiedener Pflanzen in den Tropen leben. Die Zusammensetzung der Blüten beider hieher gehörigen Pflanzen ist so eigentümlich, dass die systematische Zugehörigkeit dieser Familie bisher unsicher ist. Viele stellen sie direkt zur Familie der *Rafflesiaceen*, andere zur Familie der *Aristolochiaceen*. Aus dem knollen-

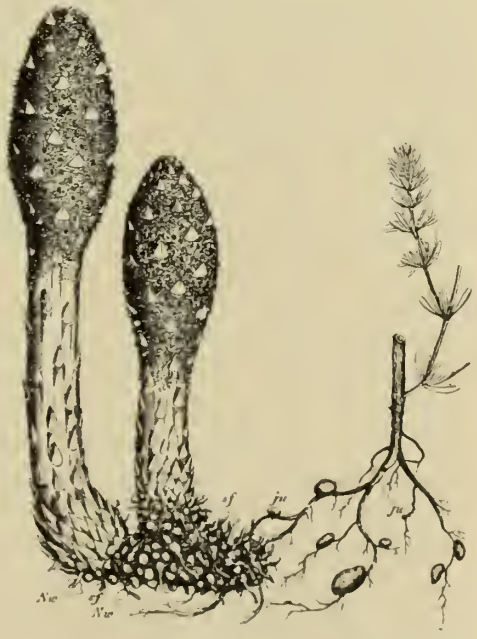


Fig. 229. Cynomorium coccineum L. auf Frankenia laevis; ju junge knollige Prokaulome. Verkl. (Engler, Fam.)

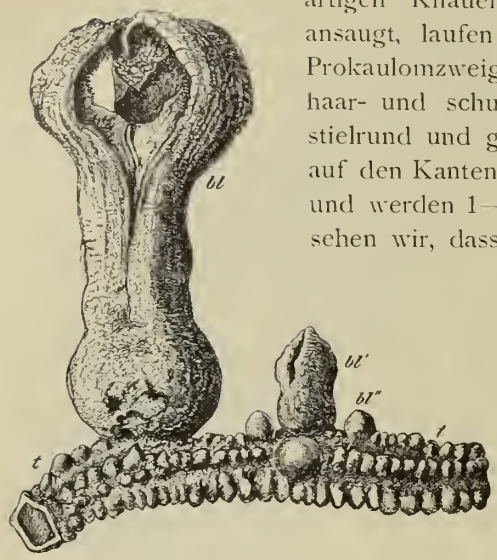


Fig. 230. **Hydnora africana** Thnb. . . t) Prokaulom, bl) entwickelte Blüte, bl'', bl') junge Blüten. (Nach R. Brown.) Verkl.

artigen Knäuel, welcher sich an die Wirtwurzel ansaugt, laufen starke, dicken Rhizomen ähnliche Prokaulomzweige *) aus, welche abermals wurzelhaar- und schuppenlos sind. Sie sind entweder stielrund und glatt oder fünfeckig, mit Höckern auf den Kanten. Sie erreichen die Länge bis 3 *dcm* und werden 1—3 *cm* dick. Auf dem Durchschnitte sehen wir, dass sie aus einer starken Aussenrinde und aus einem inneren, weichen Grundgewebe bestehen, in welchem ein ganzes System von Gefässbündeln eingebettet ist. Es handelt sich hier also um anatomisch bedeutend zusammengesetzte Gebilde. Aus diesen Prokaulomen wachsen Knospen empor, aus welchen sich einzelne, riesig grosse Blüten entwickeln. Aus den Beschreibungen der Autoren ist aber nicht deutlich zu entnehmen, ob sich diese Blüten endogen oder exogen anlegen. Gleichfalls kann ich auf Grund der Abhandlung Schimpers nicht unterscheiden, ob der Scheitel eine wahre Wurzelhaube trägt und ob sich die Seitenäste exogen oder endogen entwickeln. Auch R. Brown widmet in seinem schönen Werke über *Rafflesia* und *Hydnora* dem Umstande keine Aufmerksamkeit, ob die Blütenknospe endogen oder exogen entsteht. Aber auf der Abbildung der *Rafflesia* 1. tab. XXVI ist deutlich zuerst die Prokaulomhülle (B) gezeichnet, welche erst von der eigentlichen Knospe durchbrochen wird. Über die Art *Hydnora africana* sagt R. Brown (pag. 234) in der Diagnose: »Primordia sunt caules e dilatata radice plantae sustinentis orti, humifusi vel saepius semisepulti angulati, digitum crassi, simplices vel saepius ramosi, solidi angulis tuberculatis, tuberculis approximatis obtusis, apice saepe rimoso, quasi dehiscenti«. . . . . »E tuberulo plurimum aucto exsertus est flos . . .« Aus den diesfälligen Abbildungen und Anmerkungen geht hervor, dass auch bei der Gattung *Rafflesia*, sowie bei *Hydnora* die Blütenachsen endogen aus dem Prokaulom entstehen.

Die Samen enthalten ein Endosperm und Perisperm und ebenfalls einen kugeligen, ungegliederten Embryo. Aus allen diesen Umständen ist

*) Schimper und Solms-Laubach nennen die Prokaulomzweige der Hydnora »Rhizoide«, womit sie andeuten wollen, dass diese Organe weder mit der Wurzel, noch mit dem Rhizome identisch sind. Der Terminus »Rhizoid« ist aber bereits seit langem bei den Muscineen vergeben (siehe pag. 123, I.), wo er allerdings etwas ganz anderes bedeutet.

abermals zu ersehen, dass wir es hier mit einem ähnlichen Prokaulomstadium zu tun haben, wie bei den Balanophoraceen und gleichzeitig sehen wir, wie das Prokaulom sich als stattliches, anatomisch zusammengesetztes Organ ausbilden kann.

Die Familie der *Rafflesiaceen* endlich enthält zwei voneinander ziemlich abweichende Unterfamilien, nämlich die eigentlichen Rafflesiaceen (inclus. der Apodantheae) und die *Cytineen*. Zu den ersteren gehören die durch ihre sonderbaren, riesigen Blüten ausgezeichneten Gattungen *Rafflesia* und *Brugmansia*, dann die Gattungen *Apodanthes* und *Pilostyles*, welche ganz im Gegensatze hiezu nur als kleine, aus der Rinde des Wirts ausschlagende Knospen erscheinen. Die Gattung *Cytinus* bildet schliesslich Büschel kleinerer Blüten, welche von einer Hülle zahlreicher Schuppen umgeben sind und aus den Zweigen des Wirts hervorwachsen.

Bei allen eben genannten Gattungen sind die Embryonen in den Samen nicht differenziert und im Endosperm eingeschlossen. Bei der Gattung *Rafflesia* bildet das Endosperm nach Solms-Laubach nur eine Schicht grosser Zellen unter der Testa; im Innern befindet sich der verhältnismässig grosse, aus wenigen grossen Zellen zusammengesetzte Embryo. Diese Zellen unterscheiden sich in Gestalt und Grösse kaum von den Endospermzellen.

Rafflesia und Brugmansia führen ein Parasitenleben an den Wurzeln und älteren Stämmen der Rebe *Cissus* in den Urwäldern Javas, Borneos, Sumatras und der Philippinen. Das Prokaulom wird von einreihig-zelligen, ganz dünnen Fäden gebildet, welche das Wurzelgewebe des Wirts nach allen Richtungen hin auf die Art eines Pilzmyceliums durchkriechen. Dort, wo sich die Blüte bilden soll, beginnen sich die Zellen des Prokauloms zu vermehren, bis ein mehrzelliges, in dem Wurzelgewebe eingeschlossenes Körperchen entsteht. In diesem Körperchen fängt die junge Knospe sich endogen zu differenzieren an, welche schliesslich stark anwächst, die Rinde der Wurzel durchbricht und heraustritt, worauf sie riesige Dimensionen annimmt.

Bei der Gattung *Pilostyles* bildet das Prokaulom auch nur innerliche, im Gewebe des Wirts eingeschlossene Zweige, aber von zusammengesetzterem, vielzelligem Gewebe, in welchem auch Gefässbündel entwickelt sind. Die Gattung *Cytinus* endlich bildet eine ganze, zusammenhängende Walze, welche zwischen das Cambium und Holz des Wirts (Cistus) eingeschoben ist, und besitzt zugleich ein vielzelliges Gewebe und gleichfalls Gefässbündel. In dieser Walze entstehen endogen Knospen, aus welchen dann auf die Oberfläche der Rinde Blütenbüschel aufbrechen. *Pilostyles Hausknechtii* entwickelt stets je eine Blüte an der Basis des Blattstengels beiderseits der Hauptrippe an den Zweigen der Gattung Astragalus (Section Tragacantha).

Wenn wir nun die Prokaulome der eben beschriebenen Gattungen der Rafflesiaceen vergleichen, so gelangen wir zu sehr lehrreichen Momenten.

Wir bemerken vorerst, dass das Prokaulom aus dem Gewebe des Wirts nicht heraustritt, sondern in demselben das ganze Leben der Pflanze über (intramatrikal) eingeschlossen bleibt. Bei den Balanophoraceen war das Leben des Prokauloms ausschliesslich ausserhalb des Wirts konzentriert und bei den Orobanchen lebte das Prokaulom etwa in gleichem Masse ausserhalb wie innerlich des Wirts. Bei den Rafflesiaceen sinkt die Organisation des Prokauloms bis auf die Gestaltung mikroskopischer, ganz dünner, einfach gegliederter Fäden herab, welche deshalb auch, was deren Form anbelangt, ganz und gar dem Mycelium der Pilze oder dem Protonema der Laubmoose ähnlich sind. Bei den Cytineen wird das Prokaulom allmählich wieder vollkommener. Überall aber wird die Regel eingehalten, dass das Prokaulom weder die Eigenschaft einer Wurzel noch jene einer Achse hat und dass sich in demselben die beblätterten, eventuell die Blütenachsen anlegen (was in morphologischer Beziehung gleichgültig ist).

Wir treten nun an die Familie der *Pirolaceen* heran, deren zahlreiche Vertreter auch in unseren Wäldern leben und welche teilweise mit grünen, also selbständig assimilierenden Blättern versehen sind, teilweise nicht ergrünen und deshalb entweder zu den Saprophyten oder Parasiten (*Monotropeae*, *Pirola aphylla* Sm.) zählen. Die grünen Arten sind aber durchweg auch nur im Waldhumus lebende Pflanzen und demnach gewiss wenigstens teilweise Saprophyten.

Die Samen sämtlicher, hieher gehöriger Gewächse sind aber überaus klein, staubähnlich und sehr an die Samen der Orchideen erinnernd. Die Testa ist aus Luftzellen zusammengesetzt, im Inneren befindet sich das reichliche Endosperm, in welchem der kleine, nicht gegliederte Embryo eingeschlossen ist. Alle Arten der Pirolaceen blühen alljährlich reich und bringen eine Menge von Früchten mit einer Menge gut entwickelter Samen. Trotzdem, wie es schon oben bemerkt wurde, muss wohl nur selten wann aus dem Samen ein Pflänzchen sich bilden, denn solche einjährige Keimpflanzen gehören zu den allergrössten Seltenheiten. Irmisch hat eine solche Pflanze von *Pirola secunda* im Jahre 1855 in der »Flora« beschrieben. Alle Versuche, Samen der Pirolen zum Keimen zu bringen, schlugen fehl.

Dass die Vermehrung der Pirolen eine so ausserordentlich seltene Erscheinung ist, hat wohl darin seinen Grund, dass sich alle ausgiebig auf vegetative Weise fortpflanzen. *P. secunda*, *chlorantha* u. a. treiben unterirdische, dünne, mit blassen Schuppen besetzte Rhizome, welche bis auf einen Meter weit hinkriechen, sich verzweigen und neuen, senkrecht aufsteigenden, oberirdischen und beblätterten Stengeln Entstehung verleihen. Infolgedessen pflegen ganze Kolonien von Pirolen im Walde durch ein gemeinsames Netz unterirdischer Rhizome verbunden zu sein. Ausserdem kann aus jeder abgerissenen »Wurzel« der erwähnten Pirolen wo immer endogen ein neuer, beblätterter Stengel aufwachsen.

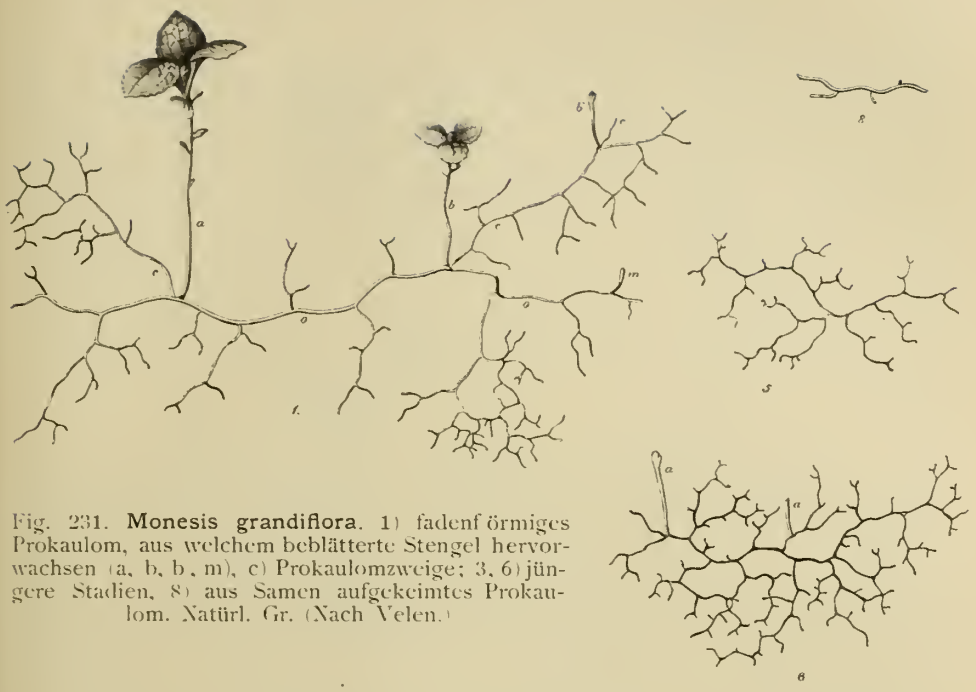


Fig. 231. **Monesis grandiflora.** 1) fadenförmiges Prokaulom, aus welchem beblätterte Stengel hervorwachsen (a, b, b', m), c) Prokaulomzweige; 3, 6) jüngere Stadien, 8) aus Samen aufgekeimtes Prokaulom. Natürl. Gr. (Nach Velen.)

Eine ganz merkwürdige Lebensweise führt aber die im Waldhumus an Bächen wachsende *Monesis grandiflora*. Dieselbe besitzt durchweg einfache, nicht hohe, unten mit einigen abwechselnden, blassen Schuppen besetzte und oben mit einigen grünen Blättern versehene Stengel. Wenn sie blüht, so trägt sie eine einzige, grosse, langgestielte Endblüte. Diese Stengel verzweigen sich niemals und treiben weder Rhizome noch Wurzeln. In den Achseln der Blätter und Schuppen ist nicht einmal eine Spur eines Knospenhöckerchens zu finden. Die Endknospe ist in einige Schuppen eingehüllt, in denen schon im Sommer die Blüte für das nächste Jahr angelegt ist.

Alle Stengel keimen endogen aus den weissen, im Humus wagrecht umherkriechenden Fäden hervor, welche von den Botanikern bisher einfach als »Wurzeln« bezeichnet worden sind. Diese »Wurzeln« haben die Stärke eines dünnen Fadens und ihre feineren Zweige nehmen die Gestalt allerdünnster Fäden an. Sie verflechten und verzweigen sich (Fig. 231) endogen nach allen Richtungen hin im Waldhumus und zwar in so grosser Menge, dass, wo *Monesis* wächst, der ganze Boden von ihnen dicht durchwebt ist. Sie enthalten ein mittleres Gefässbündel und äusserlich ein Rindengewebe aus dünnwandigen, parenchymatischen, nach aussen gewölbten Zellen ohne Wurzelhaare und ohne Schuppen. Die Spitzen dieser Zweige werden deutlich von Wurzelhauben gedeckt. Die oberirdischen Stengel treten stets aus der Hauptwurzel dort hervor, wo sich ein Seitenzweig

und zwar endogen bildet. Nur selten finden wir auch einen, inmitten des Fadens aufwachsenden Stengel.

Es muss mit Nachdruck hervorgehoben werden, dass es bisher noch niemand gelungen ist, Pflanzen zu finden, welche mit ihrer eigenen Hauptwurzel abgeschlossen gewesen wären. Ich selbst habe in dieser Beziehung eifrige Beobachtungen angestellt und trotzdem ich eine Menge Pflanzen an verschiedenen Standorten untersucht habe, so fand ich doch niemals andere Pflanzen als solche, von denen uns Fig. 231 eine Abbildung gibt. Es entsteht also die Frage, woraus die feinen, unterirdischen Fäden, von welchen alle oberirdischen Pflanzen hervorgebracht werden, entstanden sind, da wir doch wissen, dass die oberirdischen Stengel keine ähnlichen Fäden bilden.

Ich habe bereits im Jahre 1892 die Vermutung ausgesprochen, dass diese unterirdischen Fäden aus den Samen aufkeimen müssen, dass sie als selbständige, saprophytische Generation perennieren und sich vielfach verzweigen. In dieser Vermutung hat mich der Umstand bestärkt, dass ich auf — von der Hauptkolonie grüner Pflanzen entlegenen — Standorten Fäden unter der Erde gefunden habe, welche noch genug einfach und deren Zweige an allen Endpunkten mit Wurzelhauben abgeschlossen waren (Fig. 231, 8). Damals habe ich auch zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass hier der merkwürdige Fall zustande kommt, wo aus dem Samen der phanerogamen Pflanze ein selbständig lebendes Gebilde entsteht, aus welchem endogen erst die blütentragende und beblätterte zweite Generation sich herausbildet. Ich habe dieses Gebilde mit der Bezeichnung »Prokaulom« belegt, weil es weder unter den Begriff der Wurzel, noch unter jenen der Achse fällt.

Einen direkten Beweis für die Existenz des Prokauloms zu erbringen, wäre allerdings nur auf Grund der Erkenntnis, wie die Keimung der Samen vor sich geht und wie sich die oberirdische Pflanze aus dem jungen Prokaulom entwickelt, möglich. Das ist nun freilich bisher bei *Monesis* nicht eruiert, aber es ist mir gelungen, diesem Sachverhalt im Jahre 1905 bei *Pirola secunda* näher zu treten.

Ich habe nämlich junge Pflanzen dieser *Pirola* gefunden (Fig. 232, IV a—c), welche auf dem aufrechten Stengel mehrere Schuppen und am Ende zwei grüne Blätter trugen (IV a). Weil die Terminalknospe für das nächste Jahr abermals Schuppen enthält, denen einige Bältter nachfolgen werden, sind die hier abgebildeten Stengel einjährig. Dieselben kommen jedoch nicht aus dem Rhizom heraus, wie es die Regel zu sein pflegt, sondern gehen in eine dünne, fadenförmige Hauptwurzel (*k*) über, welche jedoch von dem Stengel an der mit *m* bezeichneten Stelle scharf abgeschnürt ist. Eine solche junge Pflanze hat (l. c.) auch schon Irmisch beschrieben, allerdings ohne zu wissen, welche Bedeutung diese Abschnürung hat. Andere, noch jüngere Pflänzchen (samt der Wurzel höchstens

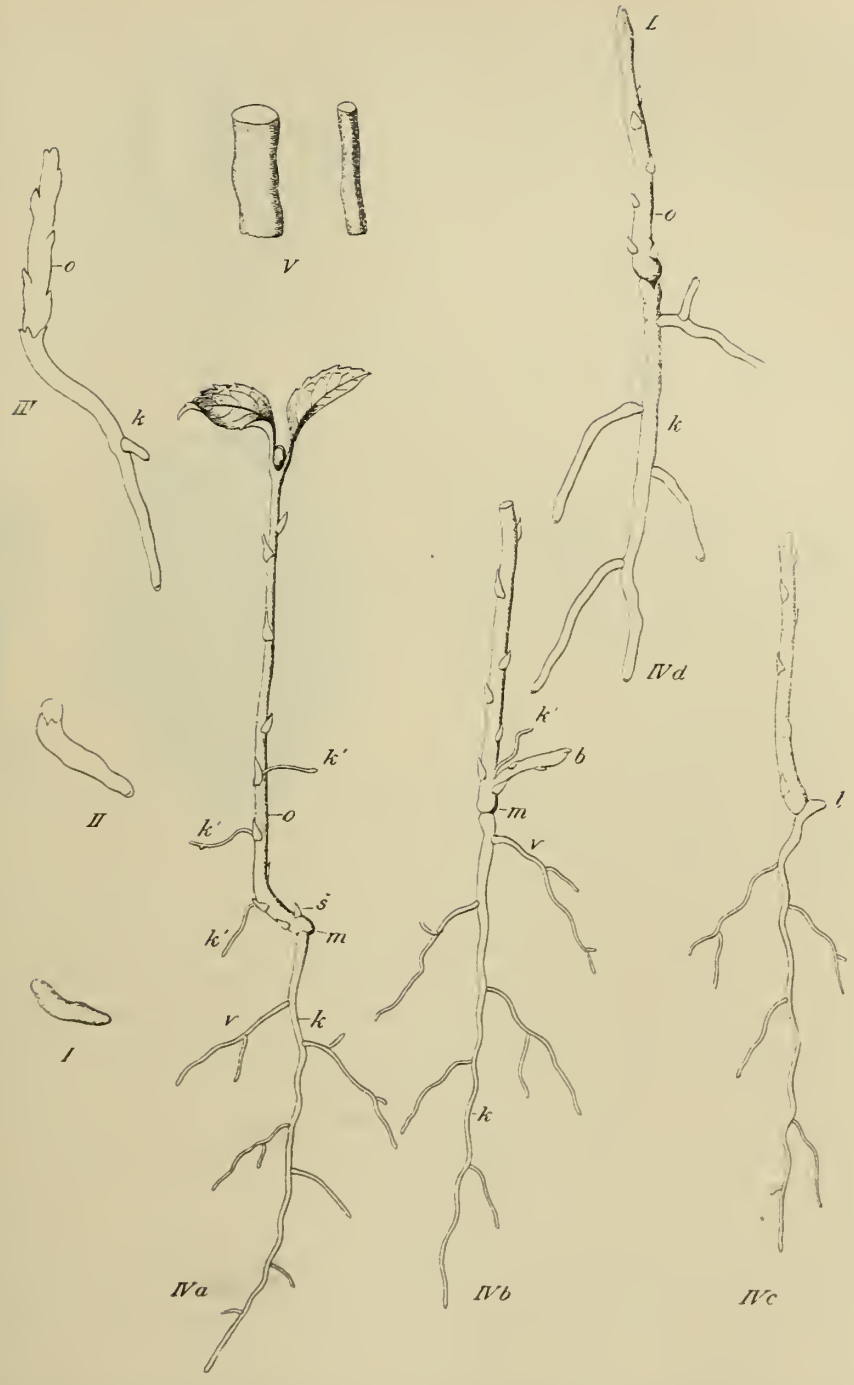


Fig. 232. **Pirola secunda.** Keimpflanzen. I—III) Vorausgesetzte jüngste Keimungsstadien; IVa—IVc) aufgefundene Keimungsstadien, IVd) aus dem wurzelartigen Prokaulom tritt der Laubspross endogen hervor; k) Prokaulom, v) dessen Seitenzweige, m) gliedrig vom Prokaulom abgegrenzter Spross (o, s) Niederblätter, k') Adventivwurzeln; V) Stärkeverhältnis der Prokaulome und Wurzeln. (Nach Velen.)

3 *cm* lang!) trugen auf dem Stengel bloss Schuppen, währenddem die Blätter noch nicht entwickelt waren (Fig. IV d). Die Hauptwurzel besass lediglich einige wenige, zumeist einfache (endogen entstehende) Zweige, welche insgesamt mit Wurzelhauben endigten — es war also die ganze Wurzel allseitig geschlossen und keineswegs etwa von wo anderwärts abgerissen. Aus dem Ende der Hauptwurzel wuchs endogen der junge Stengel (*o*) auf. Es entsteht sonach die Abschnürung an den älteren Pflänzchen durch die endogene Aufwachsung des Stengels aus der Wurzel.

Wir müssen uns also die Sache folgendermassen vorstellen: Aus dem Samen keimt der Embryo zu einem länglichen Gebilde (I) auf, welches sich frühzeitig bipolar dadurch entwickelt, dass am aufgewachsenen Ende sich der Wurzelscheitel und an dem, im Samen steckenden Ende endogen der Stengelscheitel entwickelt. Hiefür spricht der in Fig. 232, IV *c* abgebildete Fall, wo unter dem abgerundeten Ende der oberirdische Stengel hervortritt. Dieses abgerundete Ende zeigt keine Wurzelhaube und hing hier demnach ursprünglich mit dem Samen zusammen. Dann bricht die Stengelknospe den Scheitel des Prokauloms durch (II, III) und verlängert sich in den Stengel (*o*), während das Prokaulom die Seitenzweige abzuteilen beginnt. Die älteren Pflänzchen (IV *a*, *b*) treiben dann schon aus den Schuppenachseln Adventivwurzeln (k') und unterhalb derselben das kriechende Rhizom (*b*).

Demzufolge ist allerdings die »Hauptwurzel« an den Pflanzen (IV a—c) nichts anderes als eine, der Wurzel in jeder Beziehung ähnliches Prokaulom. Diese Prokaulome unterscheiden sich auch schon äusserlich von den Adventivwurzeln, welche aus den Rhizomen herauswachsen, dadurch, dass sie bedeutend dünner, blass und stets weniger verzweigt sind (siehe Fig. 232, V).

Wenn wir nun die Prokaulome der Gattung *Monesis* vergleichen, so ersehen wir, dass der Unterschied darin beruhen dürfte, dass der aus dem Samen von *Monesis* aufgekeimte Embryo sich zwar in ein ähnliches, fadenförmiges Prokaulom wie bei *Pirola secunda* verwandelt (die Prokaulome bei Monesis u. Pir. secunda sind einander äusserlich und anatomisch ganz ähnlich), dass es jedoch nicht bipolar wird, sondern an beiden Enden weiter wächst, nach allen Richtungen hin sich verzweigt und lange lebt, indem es endogen seitwärts beblätterte Achsen treibt. Die vegetative Funktion des Prokauloms bei *Monesis* übernehmen bei *Pir. secunda* die kriechenden Rhizome, welche frühzeitig aus dem jungen Stengel auswachsen, während der Stengel selbst und das Prokaulom wahrscheinlich bald absterben (sie sind wenigstens niemals im Zusammenhange mit der Kolonie grüner Stengel zu finden). Wie lange sich das Prokaulom bei Pir. secunda aus dem Samen entwickelt, ehe das junge Stengelchen aus ihm herauswächst, kann ich mit Sicherheit nicht sagen, es hat aber den Anschein, dass es das ganze erste Jahr über nach der Aufkeimung in der Erde ausdauert und saprophytisch lebt, bevor es im zweiten Jahre zu einem Stengel

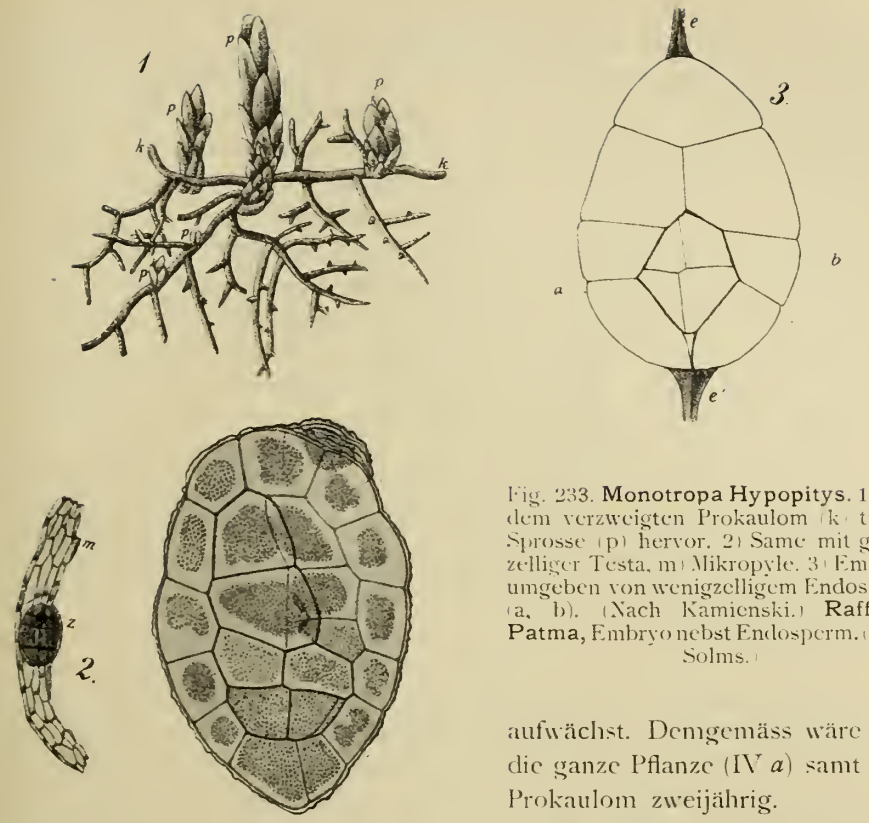


Fig. 233. **Monotropa Hypopitys.** 1) Aus dem verzweigten Prokaulom (k) treten Sprosse (p) hervor. 2) Same mit grosszelliger Testa, m) Mikropyle. 3) Embryo, umgeben von wenigzelligem Endosperm (a, b). (Nach Kamienski.) **Rafflesia Patma,** Embryo nebst Endosperm. (Nach Solms.)

aufwächst. Demgemäss wäre z. B. die ganze Pflanze (IV *a*) samt dem Prokaulom zweijährig.

Wenn wir nun die Bedeutung der hier in Betracht genommenen Fakta in Erwägung ziehen, so kann unmöglich bestritten werden, dass das aus dem Samen der Pirolaceen aufgekeimte Gebilde dieselbe Form und dieselbe morphologische Bedeutung hat, wie bei den früher beschriebenen Familien der *Orobancheae*, *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae*. Der Unterschied würde allein darin bestehen, dass das Prokaulom der *Pirola* und *Monesis* saprophytisch, bei den vorgenannten Familien aber parasitisch lebt. Hiebei dürfen wir aber nicht aus dem Auge lassen, dass bei unserer *Monotropa Hypopitys* (und vielleicht in ähnlicher Weise bei den amerikanischen, nicht grünen Pirolaceen) ganz ähnliche, fadenförmige, unterirdische Prokaulome vorhanden sind, aus welchen nach Kamienski ähnlicherweise oberirdische, nicht grüne Stengel endogen emporwachsen (Fig. 233). Und dabei ist noch nicht das letzte Wort darüber gesprochen worden, ob die Prokaulome der *Monotropa* nicht etwa doch wenigstens in der ersten Jugend auf den Wurzeln der Kiefer und Fichte parasitisch leben, wie dies, namentlich früher, von Botanikern behauptet wurde. Vollständige Klarheit über diesen Gegenstand könnte nur die genaue Kenntnis des Keimungsprozesses der Pflanzen dieser Art verbreiten.

Die nordamerikanische *Sarcodes sanguinea* Torr. zeigt nach Oliver ähnliche biologische und morphologische Verhältnisse wie *Monotropa Hypopitys;* die ganze Pflanze ist rot und ihre, vielfältig verzweigten korallenähnlichen Prokaulome stecken nicht tief in der Erde. Die Prokaulome verzweigen sich aber nach der genauen Beobachtung des genannten Autors exogen und tragen am Ende Wurzelhauben. Auf welche Weise die Blütenachsen an den Prokaulomen entstehen, führt der Autor nicht an. Der Same enthält, wie Monotropa, ein nur wenigzelliges Endosperm und einen unvollkommenen Embryo. Hier sehen wir also, dass nichts daran liegt, ob sich das Prokaulom endo- oder exogen verzweigt, denn diese Verhältnisse ändern sich in der nahen Verwandtschaft. Es will mir deshalb auch scheinen, dass die An- oder Abwesenheit der Wurzelhaube für das Prokaulom nicht von entscheidender Bedeutung ist.

Nach den hier geschilderten Verhältnissen wäre — mit Rücksicht auf ihre Lebensweise — *Monesis* die merkwürdigste Pflanze unter allen europäischen Phanerogamen, denn sie lebt eigentlich in zwei Stadien oder Generationen, in einem unterirdischen, saprophytischen und ausdauernden, dann in einem zweiten, temporären, oberirdischen, blatt- und blütentragenden Stadium.

Wenn wir schon zu diesem Resultate gelangt sind, so erübrigt uns noch, Antwort auf die Frage zu geben: Was bedeuten die an den Rhizomen der *Pirola secunda* u. a. endogen aufwachsenden Adventivwurzeln, wenn sie doch dem Prokaulom der jungen Pflanze vollständig ähnlich sind. Die junge Pflanze der *Pirola secunda* ist eigentlich wurzellos (wie alle vorgenannten Familien). Wenn dies nicht der Fall wäre, so würden wir ohne weiters die Rhizome der *Pir. secunda* als wahre Wurzeln ansehen, obgleich sie keine Wurzelhaare tragen. Logischerweise aber müssen wir in diesem Falle auch diese Rhizomwurzeln als Prokaulome und zwar adventive Prokaulome erklären. Sie wachsen mit grosser Regelmässigkeit durchweg ober der Achselknospe oder dem Zweige. Manchmal, wenn eine ähnliche Adventivwurzel eingeht, entsteht ober derselben an dem Rhizom eine neue Adventivwurzel.

B. Die Wurzel.

Um den Begriff der Wurzel den anderen Organen der phanerogamen Pflanze gegenüber abzugrenzen, können wir für die Wurzel nachstehende Definition aufstellen:

Wurzel heisst ein solches Organ, welches an beliebiger Stelle am Pflanzenkörper erscheinen kann, welches an der Seite weder Blattschuppen noch in regelmässiger Anordnung stehende Knospen trägt, welches sich endogen

verzweigt und am Ende eine häutige Haube, auf der Oberfläche aber einzellige Härchen besitzt, welches positiv geotropisch und negativ heliotropisch ist, dessen Zweige akropetal in Orthostichen stehen, dessen Bast und Holz nicht nach gleichen Radien zusammengestellt und äusserlich von dem sogenannten Pericambium oder auch von einer Schutzscheide umgeben ist.

Was die Funktion anbelangt, so hat die Wurzel zumeist (aber nicht immer!) die Aufgabe, dem Pflanzenkörper Wasser und in demselben aufgelöste andere Stoffe zuzuführen und ausserdem die Pflanze im Substrate zu befestigen. Nach diesen Merkmalen können wir in jedem Falle die Wurzel als solche unterscheiden, auch dann, wenn manchmal irgend welche Modifikation oder die Absenz dieses oder jenes Merkmals vorkommen sollte.*) Mit dem Blatte kann die Wurzel wohl kaum wo verwechselt werden, häufiger schon mit der Achse, hauptsächlich mit dem Rhizom, wie in der speziellen Analyse der Achsen und der Charaktere der Wurzel auseinandergesetzt werden wird.

Nach dem Orte, wo die Wurzeln entstehen, unterscheiden wir:

1. Die Hauptwurzel.
2. Adventivwurzeln.

Die Hauptwurzel entsteht auf der Keimpflanze und ist eigentlich eine Verlängerung des Hypokotyls. Dort, wo sie nicht endogen aus dem Hypokotyl heraustritt, ist es manchmal schwer, die Grenze zwischen der Hauptwurzel und dem Hypokotyl zu bestimmen und deshalb lässt sich in vielen Fällen wirklich nicht mit Sicherheit sagen, was Hypokotyl und was Hauptwurzel ist. Das ist aber kein morphologischer Anstand, denn morphologisch und anatomisch ist das Hypokotyl

---

*) Wir werden später noch an verschiedenen Stellen hören, dass nach der Behauptung Goebels die vergleichende Morphologie (oder wie Goebel sagt: die »dogmatische« Morphologie) nicht imstande sei, manche Organe in bestimmte Kategorien, welche sie selbst anerkennt, einzureihen und dass deshalb diese Wissenschaft unmöglich resp. dass sie gar keine Wissenschaft, sondern nur ein Glaube sei. Demgegenüber können wir erklären, dass es noch niemals vorgekommen ist, dass die Morphologie hätte das Geständnis ablegen müssen, dass irgend ein Organ gleichzeitig in verschiedene Kategorien von Organen, welche sie unterscheidet, einschlagen würde, mit anderen Worten gesagt, dass die Morphologie nicht wissen würde, was ein Organ bedeutet. Wenn dann und wann die Morphologen wirklich über manche Organe kein endgültiges Urteil abgeben können oder in ihren Ansichten auseinandergehen, so ist das nur ein Zeugnis dafür, dass noch weiter geforscht und gesucht werden muss, um die richtige Lösung zu finden. Allein solche ungelöste Probleme kommen in allen Wissenschaften vor. Die wahre Ursache der sonderbaren Ansicht Goebels ist folgende: Goebel trifft es, wie gewöhnlich, nicht, die Organe morphologisch zu erklären und auf Grund von unrichtigen Beobachtungen kommt er zu falschen Schlüssen, welche dann freilich den Prinzipien der vergl. Morphologie widersprechen. Und aus diesen Fehlern gelangt er dann schliesslich zu der falschen Folgerung, dass die vergleichende Morphologie keine Wissenschaft sei.

nur unbedeutend von der Wurzel differenziert und phylogenetisch ist die Hauptwurzel nur ein Bestandteil des Hypokotyls, so wie der Fuss des Sporogoniums bloss eine verdickte Basis der Seta ist, zu der er angehört.

Der Ort, wo am Ende des Hypokotyls die Wurzel beginnt, pflegt in den meisten Fällen durch Wurzelhaare markiert zu sein. Wenn diese Härchen jedoch fehlen, dann lässt sich allerdings äusserlich die Grenze zwischen dem Hypokotyl und der Wurzel nicht ziehen. Nägeli, Sachs und Reinke sagen, dass sich das Hypokotyl von der Hauptwurzel durch anatomische Eigenschaften unterscheidet. Es soll vorzugsweise die Epidermis am Hypokotyl und Gefässbündel sein, welche im Hypokotyl den gleichsam zusammengeflossenen, in die Keimblattstiele eintretenden Bündeln entsprechen, während die Gefässbündel der Wurzel rings um das Zentralmark einen kompakten Fibrovasalstock bilden und aussen von einem Pericambium umgeben sind. Diese Unterschiede wurden allerdings bisher nur an einigen Pflanzenarten untersucht und wir können mit Recht daran zweifeln, dass sie allgemein oder wenigstens für die Mehrzahl der Pflanzen Geltung haben.

Die Hauptwurzel ist im Embryo, solange derselbe noch im Samen eingeschlossen ist, nur unbedeutend, zumeist als Höckerchen am Ende des Hypokotyls angedeutet. Erst bei der Keimung, wenn das Hypokotyl aus dem Samen hervortritt, wächst die Hauptwurzel aus dessen Ende rasch heraus. Das, was in der beschreibenden Botanik »Würzelchen« (radicula) am Embryo der Samen genannt wird, ist demzufolge keine Wurzel, sondern ein Hypokotyl. Auch aus dem Umstande, dass die Hauptwurzel erst bei der Keimung sich entwickelt, ist zu ersehen, dass sie an der Keimpflanze ein Organ von nur untergeordneter, morphologischer Bedeutung ist.

Die Hauptwurzel kann sich verzweigen, d. h. es können an ihren Seiten Wurzelzweige wachsen, welche ähnlich organisiert sind, wie die Hauptwurzel. Diese Wurzelzweige bezeichnen manche als »Nebenwurzeln« oder »Seitenwurzeln«. Allein es ist unrichtig, diese Bezeichnung einzuführen, denn auch die Adventivwurzeln können sich ganz auf dieselbe Art verzweigen. Deshalb ist es besser, sich des allgemeinen Ausdruckes »Wurzelzweige« zu bedienen, welche sich allerdings in weiterem Grade neuerdings verzweigen können.

Die Adventivwurzeln entstehen (gewöhnlich endogen) auf welchem Teil der Pflanze immer und verhalten sich ähnlich wie die Hauptwurzel.

a) Allgemeine Charaktere der Wurzeln.

Die Wurzeln der Phanerogamen wachsen am Scheitel durch eine ganze Gruppe von Zellen nach. Diese Zellengruppe teilt nach vorn eine eigene Schicht, aus welcher die sogenannte Wurzelhaube

entsteht, und nach hinten ein dreifaches Gewebesystem (das Dermatogen, Periblem und Plerom) ab. Aus diesem Gewebe entsteht das Grundgewebe der Wurzel und die in demselben eingelagerten Gefässbündel. Die Gefässbündel sind verschiedenartig zusammengesetzt und im Hinblicke auf die Mittelachse anders angeordnet, als im Stamme oder Stengel. Während in diesen die Holz- und Bastpartie auf demselben Radius so gestellt ist, dass in demselben Bündel der Bast dem Stammumfange und das Holz der Stammachse zugewendet steht (so in den meisten Fällen) — sind zwar die Bast- und Holzteile in der Wurzel auch radial gestellt, aber so, dass die Bastpartien in demselben Kreise untereinander abwechseln. Manchmal ist auch ein in der Mitte befindliches Mark entwickelt. Das ganze Gefässbündelsystem ist äusserlich von einer Schicht zarter Zellen umgeben, dem sog. Pericambium, und hinter demselben zumeist noch von einer besonderen Schutzscheide, welche einen Bestandteil des Rindenparenchyms bildet.

Die Seitenwurzeln wachsen an der Hauptwurzel in akropetaler Ordnung, sie zeigen jedoch weder in ihrer Erscheinung, noch in der Anordnung an der Mutterwurzel eine feste Regelmässigkeit, infolgedessen sind die Hauptwurzeln bald mehr, bald weniger verzweigt und dies häufig ziemlich unregelmässig. Es lässt sich bloss soviel konstatieren, dass sie in Orthostichen an der Mutterwurzel aufwachsen und zwar am ehesten an der gewölbten äusseren Seite der Krümmungen der Mutterwurzel. Dass sie in Reihen nacheinander hervorkommen, hat seine Ursache in ihrer Entstehung in der Pericambiumschicht, wo sie sich nach Van Tieghem in der Regel (endogen!) hinter den Holzpartien der Gefässbündel entwickeln. Nur in dem Falle, wenn bloss zwei Holz- und zwei Bastpartien ausgebildet sind, entstehen sie an der Grenze zwischen Bast und Holz — also in 4 Reihen.

Weil die Seitenwurzel die ganze Rindenschicht der Mutterwurzel durchbrechen muss, sehen wir schon mit blossem Auge, wie die Spitze dieser Wurzel sich gewaltsam aus dem Innengewebe herausdrängt.

Die Wurzelspitze wird von der häutigen Wurzelhaube (calyptra) bedeckt, welche aus einer verschiedenen Anzahl von Zellschichten zusammengesetzt ist und durch die Tätigkeit des stets lebenden inneren Gewebes (Calyptrogen) nachwächst, währenddem ihre äusseren Zellschichten gleichzeitig absterben. Die Funktion der Wurzelhaube besteht darin, den zarten Scheitel der Wurzel vor den mechanischen Einflüssen der Umgebung zu schützen.

Einige Pflanzen zeigen zwar ausgiebige Wurzelhauben, welche fast einem Fingerhut ähnlich sehen; derartige Wurzelhauben sind aber nicht aus dem Calyptrogen, sondern aus dem Gewebe entstanden, aus welchem sie sich herausgedrängt haben, weshalb ihre Existenz auch nicht von langer Dauer ist. Unterhalb derselben befindet sich immer die wahre Wurzelhaube, entweder im verkümmerten oder im abortierten Zustande. Einen Beleg dafür haben wir bei den Gattungen *Lemna*, *Hydrocharis*,

Fig. 234. **Sorbus sudetica.** Das Würzelchen deckt am Ende eine Testa-Haube. (Original.)

Pistia, *Eichhornia*. Eine sehr grosse Wurzelhaube trägt die Hauptwurzel an der Keimpflanze von *Sorbus sudetica* (und gewiss auch bei den verwandten Arten). Hier entspricht sie der abgerissenen Spitze der lederartigen Testa am Samen und legt sie sich frei wie ein Fingerhut an die Spitze des Würzelchens an (Fig. 234).

Es sind auch Beispiele bekannt, wo sich die Wurzelhauben an der Spitze der Wurzeln überhaupt nicht entwickeln. So finden wir an den Wurzeln der gemeinen Rosskastanie (Aesculus Hippocastanum) hie und da ausser den entwickelten Seitenwurzeln kleine, knollenartige Seitenwurzeln, welche sich nicht weiter entwickeln und ganz ohne Hauben sind. Die biologische Bedeutung dieser eigentümlichen Seitenwurzeln ist bisher nicht bekannt (Klein). Waage (Ber. d. deutsch. botan. Gesell. 1891) hält sie für Wasserspeicherorgane.

Nach Jörgensen bilden sich bei vielen *Bromeliaceen* zahlreiche Adventivwurzeln an den Achsen völlig normal und tragen dieselben, solange sie in dem Rindengewebe eingeschlossen sind, auch normale Hauben; sobald sie sich jedoch durchgebohrt haben, verlieren sie ihre Hauben. Auch die Hauptwurzel der aufgekeimten *Cuscuta* hat keine Haube. Das gleiche gilt von der Spitze der Hauptwurzel der aufgekeimten *Trapa natans*.

Eine eigentümliche Erscheinung an der Spitze der Wurzeln ist die sogenannte Restitution, mit welcher sich Ciesielski und Prantl beschäftigt haben. Wird nämlich in der Nähe des Endes die Wurzelspitze abgeschnitten, so bildet sich ein Callus in Gestalt einer Membran, welche sodann als Haube fungiert und unterhalb stellt sich ein neues Meristem zusammen, durch dessen Tätigkeit die Wurzelspitze neuerdings nachwächst, gleich als ob die Wurzel niemals verletzt worden wäre. Wenn die Wurzel an einer von der Spitze entfernteren Stelle abgeschnitten wird, so bildet sich zwar auch ein Callus, aber die Wurzel wächst dann nicht mehr nach.

Die Wurzelhaare sind, wie schon gesagt wurde, einfache, langgezogene Zellen, welche die eigentliche Funktion der Wurzeln ausüben. Sie kommen immer nur an den jüngsten Teilen der Wurzeln und feinen Würzelchen vor, weshalb sie für die Ernährung der Pflanze von höchster Wichtigkeit sind. Gewöhnlich sterben die Wurzelhaare bald ab. Sie entstehen durchweg in einer gewissen Entfernung vom Wurzelscheitel. Ihre Länge und Dichte ist verschieden. Sehr dicht und kurz sind sie an den Wurzeln der *Primula officinalis*, ungewöhnlich lang und fein, aber nicht dicht finden wir sie an den Wurzeln der Gattung *Typha* (Fig. 203, J). An der verdickten Halspartie (collum) pflegen dichte und lange Haare besonders entwickelt zu sein, so bei *Taraxacum* (Warming), *Tussilago Farfara*, *Leontopodium alpinum*, *Anagallis*, *Nemophila atomaria*, *Tetragonia expansa* u. a. Die Keimpflanze von *Cleome pungens* trägt Haare auch an

dem unteren Teile des Hypokotyls. Auch *Cerinthe major* (Klebs) zeigt oberhalb der verdickten Hypokotylbasis stark entwickelte Haare, denen sich erst später Drüsen hinzugesellen. *Gunnera chilensis* hat nach Reinke — die Wurzel ganz haarlos, während das Hypokotyl mit langen Borstenhaaren bewachsen erscheint. Bei den Wasserpflanzen pflegen die Wurzelhaare gewöhnlich zu fehlen (*Butomus*, *Lemna*, *Hippuris*, *Menyanthes*, *Pistia* u. a.). Ja, wenn Wurzeln von Pflanzen, welche im normalen Zustande Haare tragen, in's Wasser geraten, so verschwinden dieselben sofort. Aber auch andere Pflanzen haben keine Wurzelhaare (*Crocus*, *Fritillaria imperialis*, *Neottia*, *Ochna* u. a.).

Bei den *Koniferen* sind an den Wurzeln überhaupt keine oder sehr spärliche Wurzelhaare entwickelt und die etwa vorhandenen verschwinden später. Ein sehr bezeichnender Vorgang ist hier die sogenannte »Häutung« der Wurzel. Dieselbe wurde schon von mehreren Autoren beobachtet und eingehend beschrieben (Richard, Klebs u. s. w.). An der Wurzel zerreissen nämlich die oberflächlichst gelegenen Zellenschichten frühzeitig in Fransen, welche später den Eindruck von Wurzelhaaren machen. Erst später (so bei *P. Pinea*) kommen dicke, kurze Haare in geringer Anzahl im mittleren Teile der Wurzeln zum Vorschein. Ebenso bei *Pinus silvestris*. Auch *Cryptomeria japonica* hat in der Jugend spärliche Haare, welche dann bei der Häutung sich verlieren.

Fig. 235. **Orchis variegata.** Keimpflanze, a) erste Knolle, b, c) erste Zugwurzel. (Nach Beer.)

Morphologisch und biologisch interessant sind die Zugwurzeln (Fig. 235), von denen schon oben kurz Erwähnung geschehen ist (S. 343). Eine besondere Studie über diese Wurzeln hat Rimbach veröffentlicht. Sie pflegen schon durch ihre Stellung und durch ihre Gestalt von allen übrigen Wurzeln an derselben Pflanze verschieden zu sein und können makroskopisch durch die besondere, geringelte Struktur ihrer Rindenoberfläche erkannt werden. Sie sind aus sehr dünnwandigen, parenchymatischen Zellen zusammengesetzt, neben denen in der Regel kein festes, mechanisches Gewebe entwickelt ist. Die parenchymatischen Zellen können sich verkürzen, wodurch auch an der Wurzel eine namhafte Verkürzung und ein energisches Hinabziehen des Organs oder der Pflanze, an welcher solche Wurzeln wachsen, stattfindet. Auf diese Art ziehen die erwähnten Wurzeln junge Knollen oder Zwiebeln, welche aus Samen auf der Erdoberfläche aufgekeimt sind, unter die Erde hinab. Die Samen von *Colchicum* z. B. keimen auf der Erdoberfläche, aber die Knollen der herangewachsenen Pflanze sind häufig bis 35 cm tief unter der Erde. Einen ähnlichen Vorgang können wir bei den Knollen von *Orchis*, dann bei den

Zwiebeln von *Allium*, *Muscari* u. a. beobachten. Auch die wagrechten Rhizome von *Iris* u. a. werden auf diese Weise an dem Substrate festgehalten. Ein sehr belehrendes Beispiel haben wir an den Knollen der Gattung *Crocus*.*) Hier gibt es Wurzeln von zweierlei Art: die einen sind dünn und wachsen zahlreich an der Basis der kugeligen Knolle, die anderen wachsen an den Seiten der Knolle und sind sehr stark und dick. Sie dienen vielleicht anfangs als zeitweises Reserveorgan, denn sie enthalten eine Menge von Nährstoffen. Später jedoch beginnen sie ringförmig zusammenzuschrumpfen, sich dadurch zu verkürzen und die ganze Knolle tief unter die Erde hinabzuziehen. Interessant ist, dass, wenn wir eine solche Knolle oder Zwiebel zu seicht in die Erde einsetzen, sich sofort Zugwurzeln zu entwickeln beginnen, welche die Knolle in die gehörige Tiefe herabziehen.

Bei Holzpflanzen (Bäumen, Sträuchern) bilden sich solche Zugwurzeln nicht.

Eine wesentliche Eigenschaft der Mehrzahl der Wurzeln ist ihr Wachstum in der Richtung der Erdgravitation, oder anders gesagt, sie sind positiv geotropisch. Dies gilt aber auch nur mit einer gewissen Beschränkung. Sachs z. B. hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Hauptwurzel oder die ersten Adventivwurzeln der Monokotylen, welche aus der Achsenbasis oder aus dem Hypokotyl hervortreten, zwar positiv geotropisch sind, dass aber die Zweige dieser Wurzeln ersten Grades in verschiedenen Winkeln zur vertikalen Richtung hervorkommen und sich verlängern. Die feinsten Würzelchen der weiteren Grade sind überhaupt nicht mehr geotropisch. Auch die Seitenzweige und Zweiglein verschiedener Wasserpflanzen pflegen in der Regel nicht geotropisch zu sein. Ebenso die Wurzeln der epiphytischen Pflanzen (siehe weiter unten), welche dazu bestimmt sind, die Feuchtigkeit aus der Atmosphäre aufzusaugen. Häufig gewinnt der Einfluss der Feuchtigkeit oder der Kontakt die Überhand über den Geotropismus. Doch diese Dinge gehören in ihren Details in das Gebiet der Physiologie.

Bei einigen Pflanzen sind die Wurzelzweige ganz so wie dünne Rhizome der vegetativen Vermehrung der betreffenden Pflanzenart dienstbar. So gleichen z. B. die Wurzeln von *Rumex Acetosella* und *Inula Britannica* dünnen, unendlich langen Fäden, welche horizontal in der Nähe der Erdoberfläche auseinanderkriechen und sich fortwährend von neuem verzweigen, wodurch sie ganze Flächen okkupieren. Aus diesen Wurzeln spriessen Adventivknospen und aus den letzteren wieder neue Pflanzen, so dass auf diese Weise eine ganze Kolonie entsteht, deren Individuen unter der Erde durch die Wurzelfäden verbunden sind. Anderwärts (so bei *Adoxa*, *Oxalis Acetosella*, *Circaea alpina*) verrichten diese Funktion fadenförmige Rhizome. Schon auf der Keimpflanze verlängern sich — wie

*) Vergl. das Kapitel über die Rhizomknollen — hier auch die Abbildung (Fig. 412).

ich dies beim oberwähnten *Rumex* und bei der gemeinen Himbeere *(Rubus Idaeus)* zu beobachten Gelegenheit hatte — die ersten Zweige der Hauptwurzel sehr und verlaufen dieselben dann, echte Rhizome nachahmend, horizontal unter der Oberfläche des Bodens.

Solche adventive Wurzelknospen sind auch anderwärts verbreitet (z. B. bei *Linaria vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Clerodendron fragrans* u. s. w.) und werden wir uns mit diesem Gegenstande noch weiter unten beschäftigen. Sie legen sich fast immer endogen an u. zw. häufig in der Nähe des ausschlagenden seitlichen Wurzelzweiges.

Dass viele Wurzeln gänzlich negativ geotropisch sind *(Jussiaea*, *Taxodium)*, werden wir noch am Ende dieses Kapitels hören. Die Achsen unterscheiden sich fast durchweg durch negativen Geotropismus, obzwar es auch plagiotropische und schliesslich positiv geotropische Achsen gibt, z. B. die Rhizome mancher Arten der Gattung *Dracaena* und *Cordyline* (siehe das Kapitel über die Achsen).

Hier dürfen wir auch die eigentümlichen, aber bisher seltenen Fälle nicht mit Stillschweigen übergehen, wo die Spitze oder der Scheitel der Wurzel sich direkt in eine Knospe und diese in eine neue, oberirdische Achse verwandelt. Hier könnte man also sagen, dass die Wurzel zur Achse wird, ebenso wie bei Utricularia (S. 338) das Blatt sich in die Achse verwandelt. Bekannt ist dies bei der Gattung *Neottia*, bei *Listera cordata* und bei *Anthurium longifolium*. Die Sache verhält sich aber — wie Goebel richtig bemerkt — gewiss so, dass nämlich diese Knospen ebenfalls und geradeso adventiv sind, wie die früheren, nur dass sie am Ende der Wurzel sich befinden, wo sie sich exogen anlegen, weil an der Wurzelspitze ohnehin schon das Meristemgewebe vorhanden ist. Das haben wir schon bei der Gattung *Ophioglossum* gesehen, wo sich unter und auf der Wurzelspitze Knospen bilden. Auch Goebel hat an den Wurzeln der Gattung *Marathrum* (Podostemonaceae) bemerkt, dass sich die Knospen in zwei Reihen an der Seite der Wurzel bilden und dem Wurzelscheitel akropetal nähern, so dass zu der Verwandlung des Scheitels selbst in eine Knospe nur wenig fehlt.

Die Adventivwurzeln*) können, wie es schon bemerkt wurde, an jedwedem Pflanzenteil erscheinen. Sie können auch an den Blättern und Kotyledonen, ja sogar an den Blumenblättern zum Vorschein gelangen. Am häufigsten allerdings entstehen sie an den Achsen und insbesondere auf dem Hypokotyl. Bei den einjährigen Pflanzen, dann bei den Koniferen und Bäumen zeigen sie sich unter normalen Verhältnissen nicht. Die Adventivwurzeln haben etwas gemeinsames mit den Adventivknospen

*) Die Bezeichnung »Adventivwurzel« hat zuerst Dupetit-Thouars in seinem »Essai sur la végétation, considérée dans le développement des bourgeons (1809)« eingeführt. Nach ihm hat dieselbe Bezeichnung auch De Candolle gebraucht. Beide Autoren bezeichnen mit diesem Worte solche Knospen und Wurzeln, welche auf der Pflanze an anderen Stellen entstehen, als es in normalen Fällen die Regel zu sein pflegt.

Fig. 236. Keimpflanzen der **Primula officinalis**. c) Kotyledonen, l') erstes Blatt, h) Hypokotyl, k) Hauptwurzel, k') Adventivwurzeln. (Original.)

u. zw. sowohl in morphologischer als auch in biologischer Beziehung. Die Adventivknospen dienen der vegetativen Vermehrung der Pflanze und deshalb auch der Erhaltung der Pflanzenart und können sich auch wo immer auf der Pflanze bilden. Die Adventivwurzeln erscheinen überall dort, wo ein Organ der Ernährung bedürftig ist. Häufig erscheinen beide gleichseitig, denn auf der aufgewachsenen Adventivknospe erscheinen sofort auch Adventivwurzeln, um jene zu nähren und zu individualisieren.

Am häufigsten legen sich die Adventivwurzeln endogen an, so dass sie das Rindengewebe gewaltsam durchbrechen müssen, um auf die Ober-

fläche zu gelangen. Es sind aber auch Fälle bekannt, wo sie sich exogen bilden, so z. B. bei *Neottia* (nach Warming), bei *Listera cordata* (nach Brundin), oder bei *Cardamine pratensis*, bei *Nasturtium officinale*, *silvestre* (nach Hansen), endlich bei *Peperomia*. In diesen Fällen entstehen sie aus dem, an der Oberfläche zur Bildung gelangten Callus. Meiner Ansicht nach dürfte es dieser Ausnahmen noch viel mehr geben.

Interessant sind die, an den Zweigen der Weiden (*Salix*) sich bildenden Adventivwurzeln. Hier erscheinen dieselben nämlich unter der Rinde an den Zweigen in der Nähe der Achselknospen, sie bleiben jedoch unentwickelt (in einer Art von Schlaf) beim normalen Zustande des Zweiges. Nur dann, wenn man den Zweig abschneidet und in die Erde versenkt, beginnen sie zu wachsen und die Rinde durchzubrechen.

Die Adventivwurzeln bei der grössten Anzahl der ausdauernden Pflanzen treten frühzeitig in bedeutender Menge aus dem Hypokotyl hervor, wodurch ein ganzer, vielwurzeliger Stock entsteht und das Hypokotyl im Verlaufe seines weiteren Wachstums mit der Achse zusammenfliesst. Ein andermal geschieht es wieder, dass das Hypokotyl erhalten bleibt, allein unter der Basis der Blattstiele erscheinen Adventivwurzeln, welche sich wie das wurzeltragende Hypokotyl verhalten, das heisst sie bleiben lange einfach und verzweigen sich erst in der Tiefe des Hypokotyls (so z. B. bei *Primula officinalis*, Fig. 236).

Übrigens kommen die Adventivwurzeln gewöhnlich unter den Basen der Blattstiele oder an den Stengelnoden zum Vorschein. Bei *Potamogeton pusillus* wachsen zwei Adventivwurzeln an den Seiten der Blattinsertion, bei *Calla palustris* sind sie in der Achsel der Blattscheide vorhanden, bei *Acorus*, *Iris germanica* u. a. kommen sie endlich wo immer auf dem Rhizome und dies hauptsächlich auf der Unterseite hervor. Dass sich die kriechenden Rhizome mit Hilfe von Adventivwurzeln (Fragaria, Smilacina bifolia, Ranunculus repens u. a.) im Substrate einwurzeln, braucht nicht näher auseinandergesetzt zu werden.

Während die Hauptwurzel und ihre Zweige durch sekundäres Wachstum im Alter dick werden, bleiben die Adventivwurzeln meistenteils (mit Ausnahme der Fälle bei den Knollen) gleich dick, was namentlich von den Monokotylen gilt, wo, wie schon gesagt, die Hauptwurzel frühzeitig abstirbt. Diese Adventivwurzeln bilden bei den Monokotylen an den verkürzten, dicken Achsen der Zwiebeln einen ganzen Kranz. Bei den Palmen brechen sie in grosser Menge aus der Stammbasis hervor, sind oft stahlhart und halten so den Stamm in einer festen Position in der Erde an Stelle der abgestorbenen Hauptwurzel. Bei einigen Palmen ruht lediglich der oberirdische Stamm auf einem solchen System der Adventivwurzeln (*Iriartea*). Die ausserordentliche Festigkeit dieser Wurzeln (*Acanthophoenix crinita*) rührt von der mächtigen Schicht des sklerenchymatischen Gewebes her, welches über die Hälfte des Halbmessers der Wurzel reicht. Sobald diese Wurzeln in die Erde gelangen, sind sie von normaler Weichheit.

Fig. 237. **Pandanus dubius.** (Nach Blume.)

Noch auffallender ist das Gesagte bei der Gattung *Pandanus*, wo die Adventivwurzeln aus den Stämmen als dicke und feste Säulen hervorwachsen, welche den Stamm und damit die ganze Pflanze in der Luft halten und erst in der Erde sich verzweigen (Fig. 237).

Was im grossen bei Pandanus vorkommt, können wir im kleinen, aber in derselben Gestalt, bei den xerophilen Arten der Gattung *Laxmannia* (L. grandiflora, sessilis etc.) aus der Familie der Liliaceen sehen. Unterhalb der Blätter treten aus den Stengeln gleichfalls ungemein lange, einfache, harten Saiten ähnliche Adventivwurzeln hervor, welche den ganzen Pflanzenstock in der Luft halten und ganz glatt, haarlos sind. Sobald sie aber in die Erde gelangen, bekommen sie sofort Zweige und Haare. Diese Pflanzen sind etwa 1 Fuss hoch.

Eigenartige Adventivwurzeln bilden die halbstrauchartigen Arten der Gattung *Artemisia*. Solche Wurzeln finden wir an der gemeinen *A. campestris* (Fig. 14, Taf. III). Hier kann man an den älteren, holzigen, den Winter überdauernden Stengeln, welche schon auf den Winter zahlreiche Achselknospen entwickeln, aus denen sich die Pflanze erneuert, zahlreiche Lenticellen *(e)* erblicken. Es bedeckt sich nämlich zu dieser Zeit der Stengel mit einer toten Rinde, welche auch da und dort aufspringt und sich ablöst *(d)*. Infolgedessen wird offenbar die freie Transpiration im Winter und Frühjahr verhindert, wodurch allerdings die umliegenden Knospen sehr in ihrer Entwicklung leiden würden. Deshalb bilden sich

zahlreiche Lenticellen, welche die Transpiration bedeutend ersetzen. Es ist aber erstaunlich, dass, wenn die Lenticelle alt wird, in ihr eine Adventivwurzel zum Vorschein gelangt, welche dann als rundlicher, mit einer Haube versehener Stachel *(p)* herausragt. Diese Wurzeln sind durchweg lebend, sie wachsen aber niemals weiter, wie dies bei Wurzeln an anderen Stengeln gewöhnlich der Fall zu sein pflegt. Ja es ist verdächtig, dass sie sich sogar hoch über der Erde bilden, wo doch eine Einwurzelung nicht erfolgen kann. Ich ziehe daraus den Schluss, dass sie eine andere Funktion haben, als die Einwurzelung, nämlich dieselbe Funktion, welche die in der Nähe befindlichen Lenticellen verrichten, welche durch diese Adventivwurzeln eigentlich ersetzt werden. Infolge dieser Eigenschaften hätten wir es also hier mit ähnlichen Pneumatophoren zu tun, wie wir dieselben bei der Gattung Jussiaea kennen lernen werden.

Fig. 238. **Sedum caespitosum.** k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, c) abgefallene Kotyledonen, l) Blätter. (Original.)

Fig. 239. **Adonis vernalis,** Keimpflanze. a) Niederblatt mit einer Achselknospe. (Original.)

Solche Adventivwurzeln kommen auch bei anderen halbstrauchartigen Artemisien vor. So sind sie häufig bei *A. Abrotanum* und *A. procera*, wo sie aber nicht aus den Lenticellen herauswachsen, sondern in denselben verborgen bleiben, gleichsam als ob sie sie auseinanderspreizen würden. Mit der Lupe können wir dieselben überall leicht konstatieren.

Wir sollten nun eingehend die verschiedenen Formen der normalen Wurzeln beschreiben, allein die Variation dieser Formen ist hier so gross, dass wir ihr viel Raum widmen müssten. Es scheint übrigens, dass der Bereich dieses Studiums ziemlich vernachlässigt ist, obgleich es viel interessantes zu bieten vermöchte. Im folgenden werden wir nur einige Beispiele anführen.

Das einjährige *Sedum caespitosum* DC. zeigt eine schwache Hauptwurzel (Fig. 238), aber am Ende des Hypokotyls schlägt ein ganzer Kranz überaus zahlreicher Seitenwurzeln aus, welche abermals Bündel haarför-

miger Würzelchen tragen, wodurch ein zusammengesetztes System sehr zarter Wurzeln entsteht. Auf dieselbe Weise verzweigen sich auch andere einjährige Seda. Überhaupt wachsen schwache Seitenwurzeln gern in Gruppen an starken Wurzeln.

Adonis vernalis treibt nach der Aufkeimung eine sehr dünne, feste und überaus lange Hauptwurzel (Fig. 339), welche ebenfalls dünne, aber einfache Seitenwurzeln abzweigt. Mit diesen Wurzeln macht sich die Pflanze im Boden fest, so dass sie in lockerer Erde, in welcher sie vorzukommen pflegt, weder durch Regengüsse noch vom Frost aus ihrer Position gebracht werden kann. Die verwandte *Hepatica triloba* zeigt ebenfalls im jugendlichen Stadium sehr lange Wurzeln (Fig. 192, C).

Das gemeine Gras *Lolium perenne* treibt schon im ersten Jahre nach der Keimung eine solche Menge von Wurzeln aus der Achsenbasis, dass die ganze Umgebung auf bedeutende Entfernung von diesen Wurzeln durchzogen ist. Und weil sie alle lang und reichlich mit Härchen bewachsen sind, so geschieht es, dass, wenn wir einen Loliumrasenstock ausreissen, zugleich auch ein ganzer Erdklumpen mitgeht. Hiedurch erklärt es sich auch, warum dieses Gras einen so festen, zusammenhängenden Rasen bildet. In ähnlichem und vielleicht noch erhöhtem Masse machen einige Arten der Gattung *Carex* (stricta, caespitosa), dann *Schoenus ferrugineus* u. a. kompakte Rasen.

Sehr interessante Wurzeln produzieren jene Pflanzen, welche sich aus grosser Tiefe mit Hilfe von Adventivknospen vermehren oder welche auf trockenen Substraten wachsen. Zu den ersteren gehört die gemeine *Coronilla varia*. Die Wurzeln dieser Papilionacee dringen bis in die Tiefe von zwei Metern und verzweigen sich nach allen Richtungen, so dass sie ganze Kubikmeter ihrer Umgebung okkupieren. Aus den Wurzeln treiben überall Adventivknospen und aus diesen wieder neue, oberirdische Stöcke, wodurch diese Pflanze in kurzer Zeit ihre ganze Nachbarschaft beherrscht und ein unausrottbares Unkraut wird, denn infolge der grossen Tiefe, bis zu welcher die Wurzeln in die Erde eindringen, wird es unmöglich, sie zu entfernen und den Boden zu säubern. Bis 3 *m* lange und gleichmässig fingerdicke, kaum hin und wieder verzweigte Wurzeln treibt *Glycyrrhiza glabra* und *G. echinata* (bekanntes Süssholz). Übrigens sind auch *Vicia silvatica* und andere aus dieser Verwandtschaft durch ähnliche Wurzeln bemerkenswert.

Ungewöhnlich lange Hauptwurzeln treiben auch die xerophilen Pflanzen, welche in trockenem, lockerem Boden, namentlich im Sande, wachsen. So ist es bekannt, dass in den Sandwüsten (z. B. in der Sahara) die Pflanzen oft meterlange Wurzeln besitzen, um mit denselben zu der im Untergrunde befindlichen Feuchtigkeit zu gelangen. *Acanthosicyos horrida* (Naras) im Südwesten Afrikas, welche in sandigen, trockenen Dünen wächst, ist dornig, blattlos, mit einem bloss 1—$1^1/_2$ *m* hohen Stengel und ver-

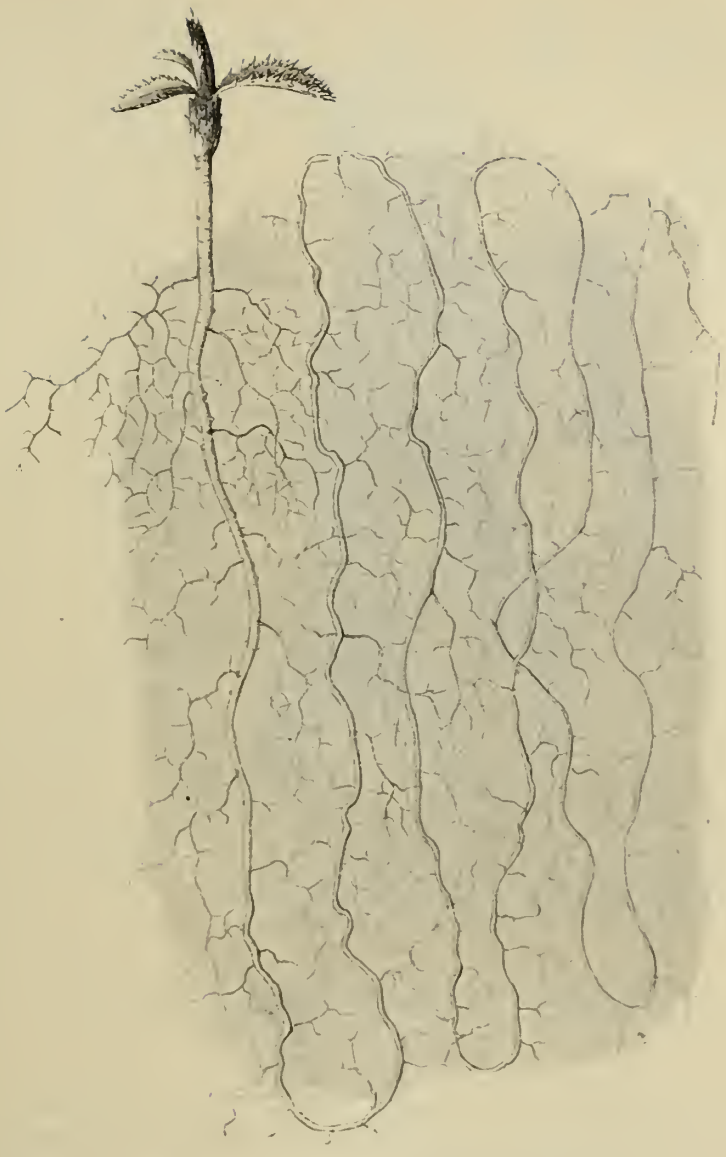


Fig. 240. **Carlina acaulis.** Sterile, zweijährige Blattrosette treibt eine bis 80 cm lange Hauptwurzel. Schwach verkl. (Original.)

hältnismässig dünnen Zweigen. Die Wurzel ist aber armdick und erreicht eine Länge bis 15 *m*!

Die auf unseren dürren, namentlich sandigen Lehnen häufig vorkommende *Carlina acaulis* treibt in ähnlicher Weise aus der, dem Boden aufliegenden Rosette eine ungemein lange Wurzel, welche die Feuchtigkeit aus bedeutender Tiefe aufnimmt. Eine, erst zwei Jahre alte Pflanze dieser Art (Fig. 240) trug bereits eine 80 *cm* lange, strickähnliche Hauptwurzel!

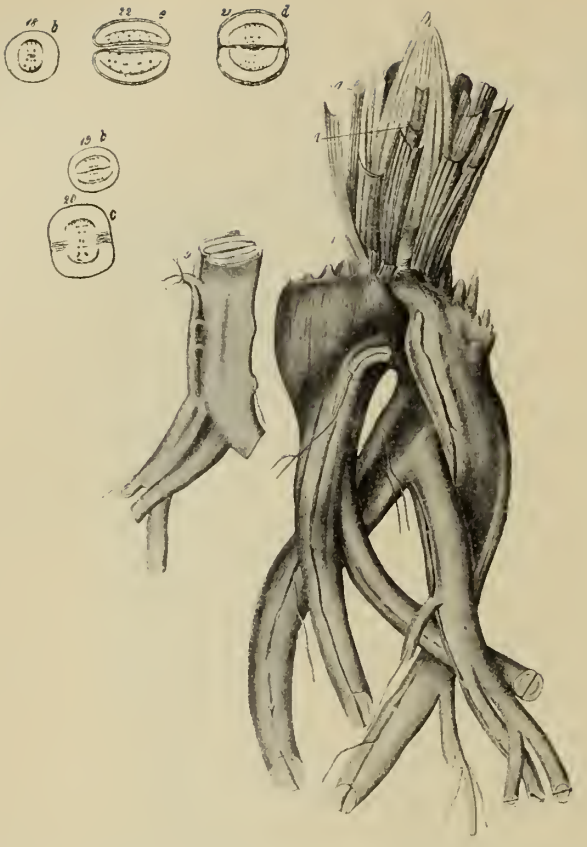


Fig. 241. **Corydalis nobilis.** 1, 9) Doppelwurzeln mit äusserer Hüllhaut, 18—22) Entwicklung der Doppelwurzeln auf Querschnitten dargestellt. Verkl. (Nach Irmisch.)

Eine dem ähnlich lange Wurzel hat die in trokkenem Sandboden wachsende *Salsola Kali*, obzwar die Pflanze selbst nicht gross ist. *Astragalus exscapus* lebt ebenfalls auf trockenen Lokalitäten. An älteren, mehrjährigen Exemplaren habe ich die Hauptwurzel bis 2 *m* lang und an 2 Finger breit gefunden, obzwar der an das Substrat angedrückte Stock niedrig ist. *Beta trigyna* treibt vom Grunde mehrere, etwa 50 *cm* hohe Stengel. Hinunter wächst aber eine gerade, kaum 1—2mal verzweigte Pfahlwurzel, von 1 *m* Länge und in der Mitte von 6 *cm* im Durchmesser.

Eine merkwürdige Art der morphologisch-anatomischen Umwandlung und gleichzeitigen biologischen Adaptation zeigen die Wurzeln der *Corydalis nobilis* nach der anschaulichen und ins Detail gehenden Beschreibung Irmischs. Diese Art keimt so, wie manche andere Arten ihrer Gattung mit zwei normalen Keimblättern, unterhalb welcher das Hypokotyl und die normale Hauptwurzel in den folgenden Jahren sich bedeutend zu verdicken und zu verzweigen beginnt, wobei sie jedoch die Gestalt einer gewöhnlichen Wurzel nicht verliert. Sie ist bloss sehr stark und namentlich die Hauptzweige erlangen eine Länge von 50 *cm* und darüber. Die junge, dünne Wurzel (Fig. 241) ist rundlich und enthält zwei Gefässbündel. Später bildet sich ein Cambiumring, welcher neue Gefässbündel hervorbringt. Allein bald sieht man, dass an zwei, einander gegenüberliegenden Stellen die Tätigkeit des Cambiumrings aufhört und er dadurch in zwei Teile zerrissen wird (18, 19), so dass nun seine zwei Hälften alljährlich neue Reihen von Gefässbündeln entwickeln. Frühzeitig kann man auch beobachten, dass diese toten Stellen im Cambiumring durch einen Streifen

untätigen Parenchyms verbunden werden, welcher immer deutlicher hervortritt, bis er endlich die ganze Wurzel in zwei Hälften (*c*, *d*) teilt. Beide so geteilte Hälften umgeben sich mit einer eigenen Rindenschicht (*e*), während die alte, gemeinsame, sie einhüllende Rinde sich abschält und schliesslich abfällt (9). Auf diese Weise kommt die sonderbare Eigentümlichkeit zustande, dass alle alten Wurzeln dieser Pflanze in zwei flache Teile gespalten sind. Nachträglich ist auch nach der Spaltung der Cambiumring in jeder Hälfte bloss an den Rändern tätig, indem er neue Gefässbündel hervorbringt, wodurch beide Wurzelhälften noch flacher und bandförmig werden.

Die Nebenwurzeln entstehen in zwei Reihen in der Linie, in welcher später die Spaltung erfolgt.

Die Wurzeln der *Corydalis nobilis* sind also, wie bei *C. solida* ein Reserveorgan und lange Jahre ausdauernd, nur dass die Art und Weise ihres Heranwachsens eine andere ist.

Schon früher haben wir bemerkt, dass die Wurzeln der Wasserpflanzen zumeist keine Wurzelhaare tragen, was natürlich ist, denn die Funktion dieser Haare (und demnach auch der Wurzeln) übernehmen die anderen, im Wasser untergetauchten Teile der Pflanze. Die Wurzeln verrichten den Wasserpflanzen hier einen anderen Dienst, gewöhnlich den eines Gewichtes, dass sie nicht umkippen, wenn sie auf der Wasseroberfläche schwimmen, oder um ihnen das Schwimmen im Wasser zu erleichtern. Deshalb pflegen sie beträchtlich lang und Ankern ähnlich zu sein (*Lemna*, *Hydrocharis*, *Trianea bogotensis* u. a.). *Trapa* besitzt zweierlei Wurzeln: die einen sind lang, einfach, die anderen gefiedert und grün. Die letzteren dienen der Assimilation geradeso, wie die Blätter.

b) Besondere Modifikationen der Wurzeln.

Den Wurzeln können auch andere Funktionen zugeteilt sein, als in dem vorangehenden Kapitel auseinandergesetzt wurde. Diesen Funktionen gemäss erhalten sie aber auch eine verschiedenartige Gestaltung, so dass sie sich häufig anatomisch und morphologisch bedeutend von den normalen Wurzeln unterscheiden, obzwar ihre Entstehung an der Pflanze und ihr Verhältnis zu den anderen Organen gleich bleibt.

1. Sehr verbreitet sind die Wurzelknollen, welche aus den gewöhnlichen Haupt- oder Adventivwurzeln durch Verdickung zu einer kugeligen oder rübenartigen Form entstehen, wobei in ihrem fleischigen Innern sich Reservestoffe ablagern. Von den Rhizomknollen können sie leicht durch den Mangel an Schuppen und Knospen unterschieden werden. In der Jugend pflegen sie an der Oberfläche noch Wurzelhaare und Hauben zu haben, im Alter aber verlieren sie beides. Manchmal sind sie auch am

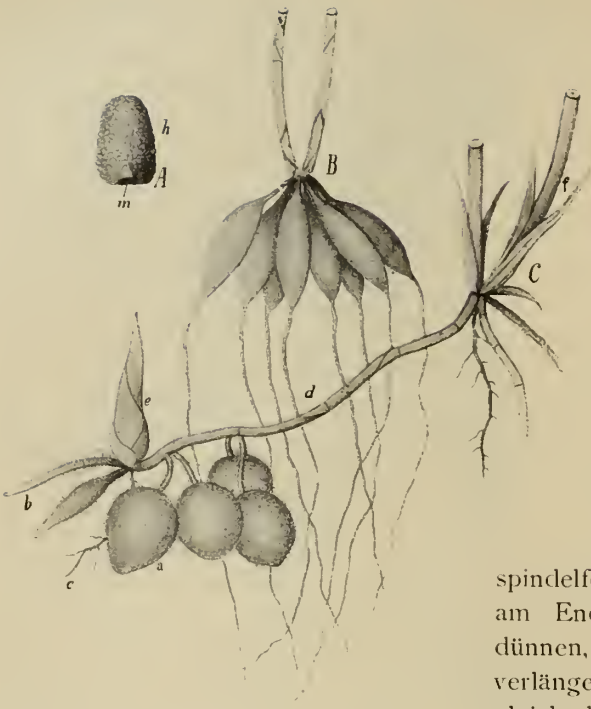


Fig. 242. Beispiele von Wurzelknollen. A) **Globba marantina**, m) Achselknospe an der Knollenbasis (h). B) **Myrsiphyllum asparagoides**, C) **Maranta depressa**, d) Rhizom, a) kugelige Knollen, b) junge, noch nicht verdickte Wurzeln, f) Stengel, c) nicht verdickte, alte Wurzeln, c) junger Spross. (Original.)

Ende abgerundet (*Orchis Morio*)*, *Maranta depressa*, Fig. 242), ein andermal sind sie am Ende zu einer gewöhnlichen Wurzel verschmälert, wodurch sie auch ihren morphologischen Ursprung verraten. Ja, bei der Gattung *Myrsiphyllum* und bei vielen Arten der Gattung *Asparagus* entstehen an der Stengelbasis zahlreiche Wurzeln in reichen Bündeln, welche anfangs spindelförmig verdickt sind, aber am Ende sich zu einem langen, dünnen, vielfach verzweigten Teil verlängern, so dass sie hier zugleich die Dienste eines Speicherorganes und einer normalen Wurzel verrichten. Auch auf der Knolle selbst wachsen manchmal dünne und vielverzweigte Würzelchen. Die am häufigsten vorkommende Gestalt der Wurzelknollen ist in der Figur 242, C der *Maranta depressa* abgebildet (so auch bei *Oenanthe*, *Spiraea Filipendula*, *Dahlia*, *Ipomaea* u. a.). Überall allerdings kommen neben den Wurzelknollen aus der Achse auch dünne, normale Wurzeln zum Vorschein, was biologisch selbstverständlich ist.

Mit den Wurzelknollen stehen zumeist die ruhenden Knospen im Zusammenhange, welche sich in der Vegetationszeit an der Stengelbasis

*) Nach den neueren Beobachtungen Bonniers (Cours de botanique T. I. fasc. II) leben in den Knollen der Ophrydeen parasitische Pilze, durch deren Einwirkung angeblich die Knolle aus der Wurzel entstanden sein soll. Wir können dieser Ansicht nicht beipflichten, denn die Knollen der Ophrydeen dienen der Pflanze, wie anderwärts, als Reserve- und Erneuerungsorgane und haben ihre Analogie in anderen Familien (Ranunculus, Ficaria, Valeriana); sie können also kein pathogenes Produkt von Parasiten sein. Auch die Regelmässigkeit ihrer Entstehung (schon auf den Keimpflanzen) widerspricht dieser Anschauung. Wenn Pilze wirklich in diesen Knollen leben, so ist das noch kein Beweis, dass die letzteren ihre Entstehung ersteren zu verdanken haben. Würde es sich hier um eine pathogene Erscheinung handeln, so müsste Orchis häufig mehr als 2 Knollen tragen.

gebildet haben, aus der die Wurzel herausgewachsen ist. Der übrige Teil der Achse und überhaupt die ganze Pflanze kann dann absterben, aber die Erneuerungsknospen an der Wurzel bleiben am Leben, um in der nächsten Saison zu einer neuen Pflanze aufzuwachsen, welche von der Knolle durch ihre Reservestoffe in der Jugend ernährt wird. Es ist dies dieselbe biologische Erscheinung, wie bei den fleischigen Keimblättern oder dem Endosperm der Keimpflanzen. Eine eingehende Erläuterung dieser Erscheinung haben wir bereits oben bezüglich der Keimpflanzen von *Orchis* und *Ficaria* gegeben (S. 250).

So, wie bei letzterer, bilden sich auch bei der exotischen *Globba marantina* (Zingiberaceen) in der Infloreszenz und zwar in den Achseln der Bracteen besondere Wurzelknollen. Derartige Knöllchen kommen frühzeitig aus den Bracteenachseln hervor (Fig. 242), sie sind fast kugelig, von der Grösse einer Erbse, an der Oberfläche warzig und mit der kleinen Knospe *(m)* — welche die normale Achselknospe ist — zusammenhängend. Die Knolle fällt samt der Knospe leicht ab, ruht eine Zeitlang und keimt dann, wie ein Same, aus der Knospe zu einer neuen Pflanze auf. Diese Knollen sind also der vegetativen Vermehrung dienstbar.

Von den eigentlichen Wurzelknollen unterscheiden sich die rübenförmigen, verdickten Hauptwurzeln der zumeist zweijährigen Pflanzen, welche eine einzige Endknospe oder die eigentliche Blattrosette tragen, aus welcher im zweiten Jahre der hohe, beblätterte, blüten- und fruchttragende Stengel emporwächst. Nach der Fruchtreife stirbt die ganze Pflanze samt der rübenförmigen Wurzel ab. Hier bilden sich also im zweiten Jahre keine neuen Knollen, keine neuen Innovationsknospen, wie dies bisher überall in den vorangehenden Fällen erfolgte. Beispiele hat man an der gemeinen Runkelrübe *(Beta vulgaris)*, der Möhre oder gelben Rübe *(Daucus Carota)*. Die rübenförmige Knolle der Sellerie *(Apium graveolens)* ist eine Verdickung der Wurzel, des Hypokotyls und teilweise auch der Achsenbasis.

In die Nähe dieser Knollen könnten wir auch die Rübenknollen der angebauten *Oxalis esculenta* (Fig. 2, Taf. IV) einreihen. Hier verdickt sich, ähnlich wie bei der Möhre, die Hauptwurzel und trägt dieselbe dann im ersten Jahre eine Rosette grüner Blätter *(L)*. Im nächsten Jahre blüht die Rosette auf, worauf sie samt der Wurzel abstirbt. Aber an der Basis der Hauptachse bildet sich in den Blattachseln eine Menge kleiner Zwiebeln *(c)*, welche gestielt und aus einigen fleischigen Schuppen zusammengesetzt sind. Diese Zwiebelchen fallen leicht ab, treiben dann rübenförmige Wurzeln und entwickeln sich zu neuen Pflanzen. Hier haben wir also eine Hauptachse mit rübenförmiger Knolle als Reserveorgan und daneben vegetativ sich erneuernde Zwiebeln, welche die Reservestoffe in ihren eigenen Schuppen eingelagert haben. Es gibt also hier an einer und derselben Pflanze zwei Kategorien von Reserveorganen.

Einen solchen Fall stellt uns auch *Tigridia Pavonia* (Iridac., Fig. 243) vor. Hier haben wir eine Haupt-, Mittelachse *(o)*, welche vom vorigen Jahre her fleischige, die heurige Pflanze nährende Schuppen *(a)* trägt. Diese Pflanze kann aus der Hauptachse *(o)* zur Blüte gelangen. In der Achsel der Schuppen *(a)* erscheinen neue Tochter-(Axillar-)Achsen, deren erste, adossierte Schuppe *(b)* zweikielig und spreitenlos, aber an der Basis ebenfalls verdickt ist. Ihr folgen die Laubblätter *(c)*, deren Spreiten auf den Winter absterben, aber die Basen werden dick und dienen als Reserveschuppen für das nächste Jahr (wie die Schuppen *a*). So entstehen alljährlich einige Zwiebeln für das nächste Jahr. Gleichzeitig bildet sich unter der Haupt- und unter jeder Tochterzwiebel eine rübenförmig-verdickte, aus der Adventivwurzel entstandene Knolle (*k*), welche unterhalb der Basis der Stützschuppe aufwächst. Die Knolle unter der Hauptzwiebel (*o*) stammt allerdings aus dem vorigen Jahr.

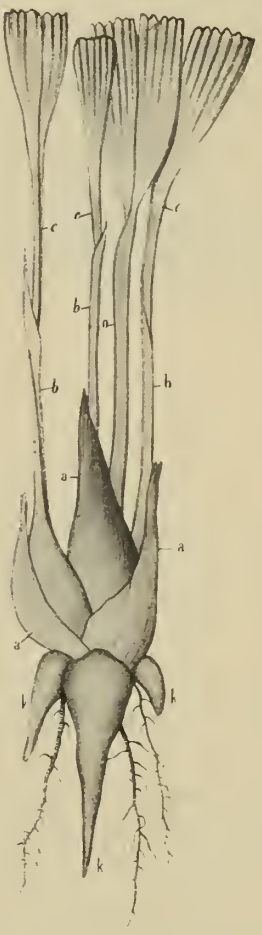


Fig. 243. **Tigridia Pavonia** (verkl.). k) Knollig verdickte Wurzeln, welche unter jeder Zwiebel stehen; in der Achsel der fleischigen Schuppen (a), welche der Hauptachse (o) angehören, entwickeln sich weitere Zwiebeln, die zuerst Niederblätter (b), dann die Laubblätter (c) tragen. (Original.)

2. Die Wurzeln der epiphytischen Pflanzen in den tropischen und teilweise auch in den subtropischen Gegenden sind anders eingerichtet, als die Wurzeln der oberirdischen Pflanzen der gemässigten Klimate und ist jenen Wurzeln auch eine andere Funktion als diesen zugewiesen. Die epiphytischen Pflanzen (so die *Orchideen*, *Araceen*, *Bromeliaceen* u. a.) setzen sich auf den Stämmen und Zweigen der Bäume fest und treiben Adventivwurzeln, welche die Aufgabe haben, die Feuchtigkeit aus der sie umgebenden Atmosphäre einzusaugen oder die Pflanze an der Baumrinde zu befestigen oder endlich zu assimilieren, wie die Blätter. Die Wurzeln der exotischen, epiphytischen Orchideen verlieren deshalb gänzlich die geotropische Empfindlichkeit und wachsen infolgedessen nach allen Richtungen hin, indem sie sich entweder eng an die Rinde anschmiegen, um die Pflanze anzuheften, oder in den benachbarten luftigen und von Wasserdämpfen geschwängerten Raum hineinragen, aus welchem sie die Feuchtigkeit aufnehmen. Zu diesem Behufe sind sie eigens eingerichtet: die Rinde ist von einer Schicht dickwandiger Zellen bedeckt, denen eine mächtige, dem Halbmesser der ganzen Wurzel gleichkommende Schicht höchst dünnwandiger

Zellen (velamen) folgt. Diese letzterwähnten Zellen sind an den Wänden mit Spiralen versehen und hie und da perforiert. Das Velamen ist im trockenen Zustande weiss und die Zellen sind dann bloss mit Luft gefüllt, in feuchtem Zustande ist es aber mit Wasser getränkt und durchsichtig, so dass die innere, grüne Rinde durchscheint. Damit das Wasser in die Rindenschicht aus der Hülle leicht eindringen könne, sind einige Zellen in der Oberfläche ungewöhnlich dünnwandig, so dass das Wasser durch dieselben leicht Zutritt ins Innere findet. Die Einrichtung des Velamens ist im wesentlichen dieselbe, wie bei der Gattung Sphagnum.

Alle Wurzeln der epiphytischen Orchideen enthalten in der Rinde mehr oder weniger Chlorophyll und sind ausser der eben beschriebenen Funktion auch der Assimilation dienlich. Besonders auffallend sind sie in dieser Beziehung bei einigen Arten der Gattungen *Phalaenopsis*, *Angraecum* und *Taeniophyllum*. *Phalaenopsis Schilleriana* z. B. lebt auf Baumrinden, an welche sie sich durch lange, bandähnliche Wurzeln fest anheftet, welche flach, von aussen grün, metallisch grau glänzend, von einem unbedeutenden zweischichtigen Velamen bedeckt, an der Unterseite mit Wurzelhaaren versehen sind. Die Unterseite dieser dorsiventralen Wurzeln dient daher teilweise der Anheftung, teilweise der Zuführung von Wasser, die Oberseite der Assimilation. Bei den übrigen zwei Gattungen gibt es viele Arten, deren Blätter zu blassen, kleinen Schuppen verkümmern, so dass bei diesen Pflanzen die Assimilationsfunktion bloss auf die Wurzeln angewiesen ist. Diese Wurzeln verhalten sich wie die Blätter, ja ihr Wachstum hört auf, wenn sie ins Dunkel geraten. *Taeniophyllum Zollingeri* (Java) wächst z. B. auf Stämmen, an welche es sich nach Goebel durch flache, bandförmige Wurzeln anheftet, aus denen eigentlich die ganze Pflanze besteht, denn grüne Blätter besitzt sie überhaupt nicht, indem die letzteren an der Achse bloss als verkümmerte, kleine Schuppen vorhanden sind. *Luisia teretifolia*, eine epiphytische Orchidee, mit walzenförmigen, monofacialen Blättern, zeigt ebenfalls wunderbar eingerichtete Wurzeln. Die einen sind rundlich zylindrisch, gerade in die Luft emporragend, aussen vom weissen Velamen bedeckt, die anderen auf der Baumrinde hinkriechend und wie bei Phalaenopsis zusammengedrückt, auf der Unterseite durch dichte Haare dem Substrate angewachsen, aussen grün. Die ersteren dienen zum Saugen der Wasserdünste aus der Luft, die letzteren zum Anheften und zur Assimilation.

Die Wurzeln der epiphytischen Araceen pflegen bis einige Meter lang zu werden und hängen von den Bäumen frei wie Stricke herab. Die aus der schlingenden Achse adventiv treibenden Wurzeln der Gattungen *Philodendron* und *Monstera* erreichen die Länge bis 30 *m* und wenn sie bis zur Erde gelangen, so treiben sie zahlreiche Nebenwurzeln, wodurch sie sich auch in der Erde befestigen. In den brasilianischen Urwäldern erhält durch diese Epiphyten die Vegetation ein charakteristisches Gepräge

Fig. 244. Mexikanischer Urwald mit der Aracee **Monstera deliciosa**, welche strickförmige Luftwurzeln entwickelt.

(Fig. 244). Die Wurzeln mancher Epiphyten (*Anthurium Hügelii*, *Grammatophyllum speciosum*, *Aëropsis javanica* u. a.) flechten aus ihren Wurzeln dichte Nester, in denen sich vermoderte, durch Regen und Wind zugeführte Pflanzenteile auffangen, wodurch das weitere Wachstum der in diesen Nestern angesiedelten Pflanzen befördert wird.

Hier müssen wir auch der eigentümlichen Lebensweise der Ameisenepiphyten gedenken, welche in eigenen Blumengärten in den, am südamerikanischen Amazonenstrom gelegenen Urwäldern der Tätigkeit von Ameisen ihre Entstehung verdanken. Gewisse Arten von Ameisen, insbesondere der schwarze Camponotus femoratus tragen, wie Ule erzählt, die Samen einiger epiphytischen Pflanzen, namentlich von *Streptocalyx angustifolius* und *Aechmea spicata* auf Bäume, hauptsächlich zwischen die Gabelzweige und umhüllen dieselben mit Erde, damit sie leichter aufkeimen. Der genannte Streptocalyx bildet, wenn er aufgewachsen ist, an und für sich schon einen dichten Stock, in welchen natürlicherweise durch Wind und Regen Humus hineingelangt, allein die Ameisen vergrössern ihn ausserdem noch fleissig durch Zuschleppung von Erde in das sich so bildende Nest und Hineintragen und Einsetzen jedes, wo immer gefundenen Samens von epiphytischen Pflanzen in dasselbe. So entsteht im Verlaufe der Zeit in den Zweigen der Bäume ein ganzer Haufen der verschiedensten epiphytischen Gewächse, welche in dem, mit Humus angefüllten Neste besser gedeihen, als auf dem kahlen Stamme. Namentlich mit ihren Wurzeln durchflechten sie das Nest, so dass in der Mitte desselben ein zusammengesetztes Geflecht entsteht und aus der Oberfläche Feuchtigkeit aufsaugende Luftwurzeln herauswachsen. In diesen Nestern wohnt es sich folglich den Ameisenkolonien ganz behaglich. Es gibt mehrere Arten von epiphytischen Pflanzen, welche fast ausschliesslich in diesen Ameisennestern leben. So Codonanthe Uleana (Gesnerac), Philodendron myrmecophilum, Anthurium scolopendrinum, Nidularium myrmecophilum, Marckea formicarum (Solanac.), Ectozoma Ulei (Solanac.), Ficus myrmecophila. Die genannte Solanacee *Marckea* bildet an den Wurzeln haselnussgrosse, zum Aufsaugen des Wassers eingerichtete Knollen, die andere (*Ectozoma*) treibt aus den Zweigen zahlreiche Luftwurzeln. Die beschriebenen Nester sind in den brasilianischen Urwäldern eine gewöhnliche Erscheinung.

Ein charakteristisches Gepräge verleihen den feuchten, tropischen Urwäldern auch die sogenannten Tafelwurzeln oder Bretterwurzeln. Es sind zusammengedrückte, riesige Wurzeln, von 2—3 *m* Höhe, welche wie grosse Platten aus dem Boden zu den stattlichen Baumstämmen zusammenlaufen. Sie teilen und kreuzen sich, wodurch ein ganzes System von tiefen und geräumigen Kammern entsteht. Die praktische Bedeutung dieser Wurzeln für den Baum besteht darin, dass der dicke Stamm mit der riesigen Krone in seinem Plankengerüst eine breite und feste Einfügung in der Erde findet. Bisher wurden ähnliche Wurzeln bei

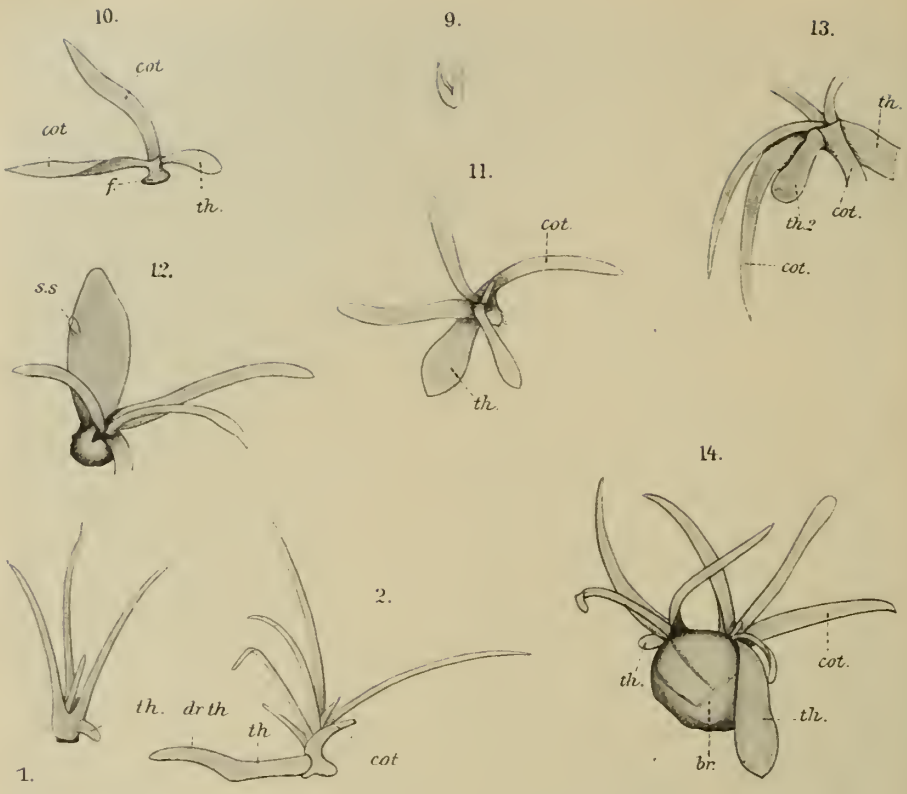
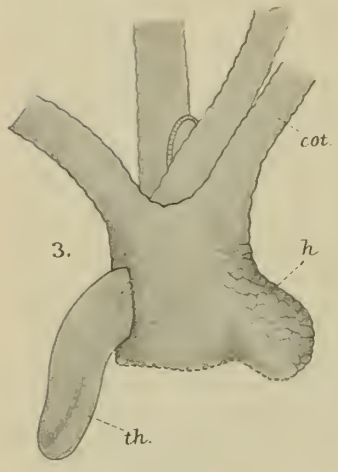


Fig. 245. Keimung der **Podostemonaceen.** 1—3) **Dicraea elongata,** cot) Keimblätter, th) thallusartige Adventivwurzel, h) Haptere. 9—14) **Farmeria metzgerioides,** ss) erste Adventivknospe an Thalluswurzel, b) alte Fruchtkapsel mit 2 Keimlingen, 9) Embryo. (Nach Willis.)



einigen Bombaceen, Ficus elastica, Myristica, Carallia, Sterculia, Canarium u. a. beobachtet (Warming).

Schliesslich müssen wir auch noch eine kurze Bemerkung über die eigentümlichen oberirdischen Wurzeln der Cycadeen beifügen. Wie sie keimen und wie sich die Pfahlwurzel der Gattung *Cycas* und ihrer Verwandten entwickelt, haben wir bereits oben auf S. 284 auseinandergesetzt. Auch die weitere Verzweigung und das Wachstum der Pfahlwurzel erfolgt in normaler Weise und zwar durchweg unter der Erde. Goebel nahm wahr, dass bald nach der Aufkeimung an der Keimpflanze aus dem Hypokotyl und aus den Wurzelzweigen negativ-geotropische Wurzelgebilde

auswachsen, welche die dichotomische Gestalt kurzzweigiger Korallen haben. Sie sind dicht aufgehäuft, ragen jedoch niemals über die Erde empor, sondern liegen eng auf derselben auf. Die unterirdischen Wurzeläste verzweigen sich freilich nicht dichotomisch und zeigen auch die beschriebene Gestalt nicht. Schon viele Autoren haben sich mit der Beobachtung der korallenförmigen Wurzeln der Cycadeen beschäftigt (Janczewski, Reinke, Schneider), aber es scheint diese Frage noch nicht definitiv gelöst zu sein. Die einen sind der Meinung, dass es sich um pathogene Deformationen infolge der Symbiose mit Algen oder Pilzen (es wurden angeblich hier auch Bakterien gefunden) auf die Art der mit dem Pilze Schinzia Alni behafteten Erlenwurzeln handelt, andere wieder vermuten, dass es eigentümlich eingerichtete Luftwurzeln oder eine Art von Pneumatophoren sind. Auf jeden Fall aber kann nicht daran gedacht werden, dass es irgend welche atavistische Dichotomiegebilde, wie sie bei den Lycopodineen vorkommen, wären.

Fig. 246. **Podostemon olivaceus.** Blütenpflänzchen an der thallusartigen Wurzel. (Nach Engl. Fam.)

3. Die Assimilations- und Reproduktionswurzeln der Podostemonaceen. Der sonderbarsten Wurzelgestaltung bei den Phanerogamen begegnen wir unstreitig in der Familie der *Podostemonaceen* (Fig. 245). Die hieher zählenden Pflanzen leben in den tropischen Gegenden in Bächen, auf Steinen und anderen Gegenständen und sind einige Monate lang überhaupt im Wasser untergetaucht. Sie erreichen nur kleinere Dimensionen und gleichen im Wasser lebenden Laub- oder Lebermoosen. Diesem Wasserleben haben sie sich durch besondere Organe in den vegetativen Teilen (Wurzeln, Achsen, Blättern) angepasst.

Die Wurzeln zeigen sich uns hier als weithinkriechende, mehr oder weniger dorsiventral zusammengedrückte Bänder oder Ausläufer (Podostemon Ceratophyllum, Mniopsis Weddelliana), welche sich auch ausbreiten und in flache »Thallen« zusammenfliessen können (Dicraea stylosa), bis sie schliesslich das Ansehen flacher Blätter erhalten, welche das Substrat überziehen (Podostemon olivaceus — siehe Fig. 246). Am Ende dieser thallusartigen Gebilde*) kann man eine kleine Wurzelhaube bemerken, und zwar hauptsächlich nur auf der Oberseite und häufig in kappenförmiger Form. An der Unterseite der Bänder gelangt eine Menge von ganz dünnen Wurzeln (Rhizoiden) zum Vorschein, deren Enden erbreitert sind und sich an das Substrat anheften. Dieselben haben also mehr eine

*) Willis nennt sie einfach »Thallus«, was allerdings nicht richtig ist, denn der »Thallus« der Kryptogamen ist morphologisch ein ganz heterogener Begriff.

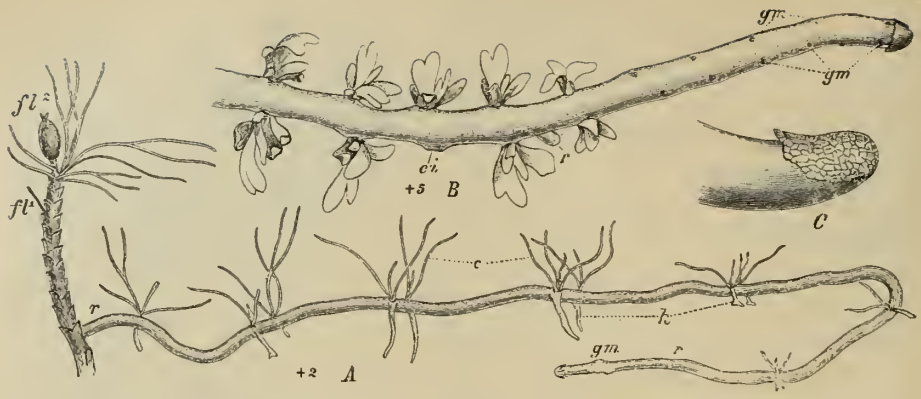


Fig. 247. A) **Podostemon Ceratophyllum** Mchx. Vom Blütensprosse (fl) entspringt eine lange, kriechende Wurzel (r), mit Hapteren (h) und Seitensprossen (c), dieselben bei (gm) noch eingeschlossen. B, C) **Mniopsis Weddelliana** Tul. B) Thalluswurzel mit Sprosspaaren in 2 Reihen, bei ci) der Spross abgebrochen, gm) Anlagen der Sprosse, r) Wurzelzweig. C) Wurzelspitze mit einseitiger Haube. (Nach Warming.)

mechanische Bedeutung, ebenso wie die eigenartigen, zumeist an den Seiten der Bänder exogen hervorkommenden, stärkeren Auswüchse, mit welchen sich die Bänder in ähnlicher Weise an das Substrat anmachen. Warming, der erste, sorgfältige Beobachter der Podostemonaceen, hat sie Hapteren genannt. In morphologischer Beziehung sind die Hapteren und Rhizoide sich gleich, da sie, wie die Haare auf gewöhnlichen Wurzeln, blosse Metablastemauswüchse aus dem oberflächlichen Gewebe der eigentlichen Wurzeln darstellen.

Die Wurzelbänder oder Wurzelthalluse leben lang, können sich auch verzweigen und mit Hilfe von durchweg endogen entstehenden Seitentrieben nachwachsen. Sie sind immer grün gefärbt, enthalten viel Chlorophyll und verrichten hiedurch die Assimilationsfunktion der Blätter. Auf der Oberseite, nicht selten in 2 Reihen in akropetaler Anordnung, kommen endogen Knospen mit Blättern oder auch Blüten (Fig. 247) zum Vorschein. Manche Autoren führen an, dass sich auch die Enden der Bandzweige selbst in eine Knospe verwandeln, was von Goebel in dem Sinne erläutert wird, dass dies eigentlich die Seitenknospe ist, welche sich aber dicht unterhalb der Bandspitze gebildet hat, so dass es nicht einmal sicher ist, ob es sich da um eine Endknospe handelt.

Manchmal wachsen aus den auf dem Substrate hinkriechenden Bändern andere Bänder oder verlängerte, peitschenförmige Zweige (*Dicraea elongata* — Fig. 247), welche auf dem Wasser schwimmen, im unteren Teile die seitlichen Blüten und im oberen fadenförmige Blätter in den Knospen tragen. *Dicraea apicata* (Fig. 248) hat das Ansehen eines blattartigen Bandes, aus welchem die sitzenden Blütenknospen mit fadenförmigen Blättern und ausserdem aufrechte, kahle Achsen, welche mit einem Schopf langer,

fadenförmiger Blätter endigen, hervortreten, so dass die ganze Pflanze eher einem Tange als einem dikotylen Typus ähnlich wird.

Die sonderbaren thallusartigen Bänder werden von den Autoren verschieden aufgefasst. Goebel selbst ist in einigen Fällen im Zweifel, ob es sich um verwandelte Achsen oder Wurzeln oder um »Organe sui generis« — wie er gewöhnlich zu sagen pflegt — handelt. Warming betrachtet sie durchweg als verwandelte Wurzeln, obzwar er dafür keinen rechten Beweis anführt, denn seine Keimpflanze erläutert uns die Entstehung der thallusartigen Wurzeln durchaus nicht. Die Abbildung dieser Keimpflanze zeigt uns bloss, dass sie mit 2 Kotyledonen keimt, unterhalb welcher sich der Hypokotylteil befindet, welcher aber nicht in die Pfahlwurzel übergeht, sondern nur ein Bündel zarter Wurzelhaare trägt. Wir haben also bei den Podostemonaceen eigentlich den Fall von wurzellosen Embryonen vor uns.

Fig. 248. **Dicraea apicata** Tul. Aus der flachen Thalluswurzel treten teils Blütenknospen (a, b), teils aufrechte Stengel mit fadenförmigen Blättern (a). (Nach Warming.)

Dies bestätigen auch die vorzüglichen, von Willis in neuerer Zeit auf Ceylon an keimenden Samen mehrerer Arten angestellten Beobachtungen. An den keimenden Samen dieses Forschers sehen wir zugleich, dass die thallusartigen Wurzeln tatsächlich endogen aus dem Hypokotyl (Fig. 245) herauswachsen, infolgedessen müssen dieselben vom morphologischen Standpunkte aus als Adventivwurzeln angesehen werden.

Obzwar uns also die Podostemonaceen in ihrer Gestaltung so viele, ganz sonderbare Eigentümlichkeiten zeigen (wir verweisen diesfalls auch noch auf das Kapitel über die Blätter und jenes über die Trichome), so

Fig. 249. **Jussiaea repens** L. a) Einfache, b) verzweigte Flutwurzeln, d, d') Pneumatophoren am Rhizom, v) dieselben am Blattstengel. (Nach Martins.)

sind sie dennoch von morphologischem Standpunkte aus nichts überraschendes, denn auch die Blüten sind ganz vollkommen entwickelt und zusammengesetzt, wie bei der ihnen am nächsten verwandten Familie der *Saxifragaceen*. Unsere Bewunderung erregen bloss die abenteuerlich adaptierten Wurzel- und Blattformen, welche abermals ein Zeugnis dafür ablegen, welchen Einfluss die biologischen Bedingungen auf die Abänderung der Pflanzenorgane ausüben können. Die Adventivwurzeln haben hier die Funktion der Achsen — (indem sich an ihnen endogen

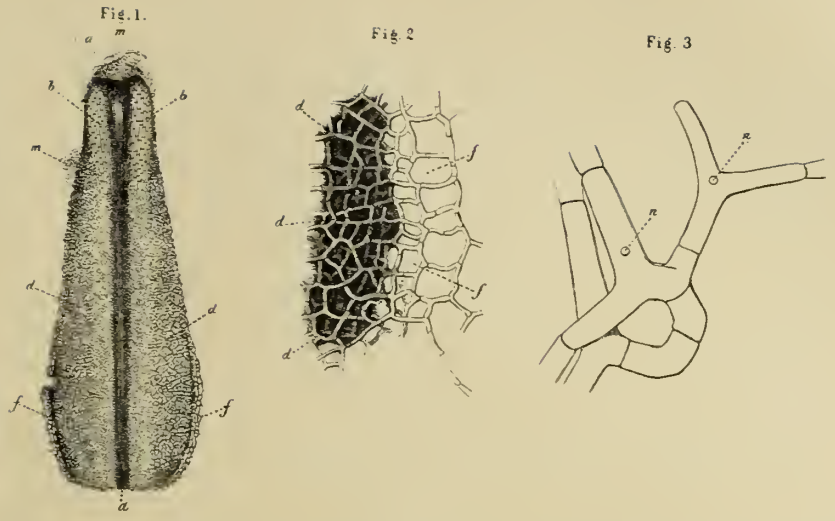


Fig. 250. **Jussiaea repens.** 1) Längsschnitt durch die Pneumatophorspitze, m) Wurzelhaube, b) solides, chlorophyllhaltiges Gewebe, f, d) Luftgewebe (Aërenchym) a) Gefässbündel; 2) vergr. Luftgewebe, 3) noch stärker vergr., n) Nuclei. (Nach Martins.)

Blüten oder auch ganze Inflorescenzen entwickeln) — oder der grünen Blätter (weil sie assimilieren), übernommen.

Obzwar die thallusartigen Bänder z. B. bei der Gattung *Aniopsis* wahre Wurzeln und die an ihnen wachsenden Knospen demnach Adventivknospen sind, so halten sie dennoch die regelmässige Ordnung in zwei akropetalen Reihen ein. Die Wurzel ahmt also hier die Achse nach und die auf derselben befindlichen Adventivknospen verhalten sich wirklich so, wie auf den wahren Achsen.

Ausserhalb der Familie *Podostemonaceae* haben wir noch grüne, assimilierende Wurzeln bei einigen epiphytischen Orchideen (S. 387) kennen gelernt. Anderwärts sind grüne Wurzeln im Pflanzenreiche seltene und vielleicht nur zufällige Erscheinung. Ein ähnliches Beispiel beobachtete ich an der Wasserpflanze *Oenanthe Phellandrium* und an der Palme *Carludovica*. Die grünen Wurzeln von *Trapa* wurden schon erwähnt (S. 283).

4. Die Atmungswurzeln der Sumpfpflanzen. In morphologischer, biologischer und anatomischer Beziehung sehr interessante Wurzeln zeigen einige Wasser- und Sumpfpflanzen der tropischen Gegenden. Von diesen Pflanzen ist seit altersher *Jussiaea* (Oenotherac.) bekannt und wiederholt untersucht worden. Die Arten dieser Gattung sind halbstrauchig und kommen in ruhigen, seichten und sumpfigen Gewässern vor, in deren Schlamm sie sich mittels langer, starker Rhizome ausbreiten. Aus diesen (Fig. 249) treiben nach Schenck, Martins u. a. positiv-geotropische, dünne, verzweigte Wurzeln, welche die Pflanzen im Schlamme befestigen. Ausser denselben aber bilden sich an den Rhizomen noch andere, den vorigen ganz unähnliche, dicke, walzenförmige, einfache, weich-schwammige,

wie mit Watta belegte Wurzeln, welche negativ-geotropisch senkrecht aus dem Wasser aufwachsen und in die Luft emporragen. Wenn man sie näher untersucht, so findet man, dass sie von einer mächtigen Schicht eines ungemein feinen, weissen (Aërenchym genannten) Gewebes bedeckt sind, welches aus netzartig vielfach verzweigten Zellen (Fig. 250) zusammengesetzt ist, so dass zwischen diesen Zellen Lufthöhlen entstehen. In diesem schwammigen Gewebe erhält sich tatsächlich auch stets Luft, woraus haben die älteren Autoren (Martins u. a.) vermutet, dass es sich da um eine Art von Schwimmblasen handelt. Erst in neuerer Zeit wurde (von Karsten, Greshoff u. a.) bewiesen, dass die Aufgabe dieser Wurzeln darin besteht, die Atmung der Pflanze und Versorgung derselben mit Sauerstoff zu bewerkstelligen, weil die im Wasser untergetauchten Teile der erwähnten Pflanze in dieser Beziehung nicht in hinreichendem Masse fungieren können. Diesen Organen wurde der Name Pneumatophoren gegeben.

Mit ähnlichen Atmungs- und negativ-geotropischen Wurzeln sind aber auch andere Wasser- und Sumpfpflanzen versehen, häufig auch Sträucher und Bäume. So besitzt die an nassen Orten wachsende Palme *Eugeissona tristis* pneumatophorische Wurzeln, welche bis $1^1/_2$ *m* lang und 3—5 *cm* dick werden. Das in den ausgedehnten Sümpfen Nordamerikas wachsende und riesige Wälder bildende *Taxodium distichum* treibt aus den Wurzelzweigen mächtige, kegelförmige Wurzeln (sog. Kniewurzeln), welche im Walde zwischen den Stämmen wie Zuckerhüte stehen und dem Walde ein eigentümliches Aussehen verleihen. Diese, aus dem Wasser oder Sumpf herausragenden, senkrechten Atmungswurzeln oder Pneumatophoren werden fast durchweg von Bäumen der Mangroveformation (siehe Schimper, Pflanzengeographie) gebildet.

Mangrove heisst die Vegetation in den Tropen, welche die stillen, seichten und sumpfigen Meeresbuchten bewohnt. Die Bäume dieses Typus treiben aus den Ästen mächtige Wurzeln, welche positiv geotropisch sind und wie Taue herabhängen, bis sie den schlammigen oder sandigen Boden erreichen, wo sie sich reichlich zu verzweigen beginnen. Dadurch geschieht es, dass der ganze Baum dann so aussieht, als ob er in der Luft durch ein zusammengesetztes System von Stelzen unterstützt wäre. Der Stamm selbst ist verhältnismässig kurz und wird an der Basis bald morsch, so dass er durch die Stelzwurzeln unterstützt werden muss. Diese Wurzeln sind mit zahlreichen Lenticellen bedeckt und der Transpiration dienlich. Aus den im Schlamme umherkriechenden Wurzeln wachsen gleichzeitig Wurzelzweige, welche jedoch negativ geotropisch sind und dann aus dem Wasser als pfahl-, knie- oder schlangenförmige, an der Oberfläche mit zahlreichen grossen Lenticellen, Spalten, dünnem Kork und anderen, zur leichteren Aufnahme der Luft oder ausgiebigeren Transpiration dienlichen Einrichtungen versehene Gebilde emporragen (so vielfach verschlungen bei Bruguiera). Es sind dies durchweg wieder zweckmässig ausgebildete Pneumatophoren, worüber wir aus den Berichten verschiedener Autoren (so

von Goebel, Schimper, Karsten, Schenck, Engler, Börgesen, Johow, Kurz, Warming u. a.) über ihre, in tropischen Gegenden unternommenen Reisen Nachrichten haben.

Als Prototyp der Mangroveformation können wir die Gattung *Rhizophora* mit einigen Arten (*R. mucronata*, *R. Mangle, R. conjugata*), dann einige ihr verwandte andere Gattungen aus der Familie der *Rhizophoraceen* (Bruguiera, Ceriops) anführen. Auch ihre Früchte und Samen von grossen Dimensionen zeichnen sich durch Viviparie (mit welcher wir uns im III. Teile näher befassen werden) aus, wodurch das rasche und leichte Keimen und Befestigen der jungen Pflanzen in ungünstigem Substrate unterstützt wird. Die Mangroveformation wird in den Tropen der verschiedenen Weltteile auch von Arten anderer Familien, so z. B. von *Avicennia* (Verbenac.), *Lumnitzera, Laguncularia racemosa* (Combretac.), *Sonneratia* (Lythrac.), *Carapa* (Meliac.), *Sesbania* (Legumin.) zusammengesetzt. Zu diesen holzigen Typen gesellt sich auch eine Art von mehr krautiger Beschaffenheit, der *Acanthus ilicifolius,* welcher die Sümpfe und Ufer der Gewässer in den Tropen massenhaft begleitet und durch die Einrichtung seiner Wurzeln sich auf ähnliche Weise verhält wie die vorgenannten.

5. Wurzeln, welche mechanischen Zwecken dienlich sind. Hieher könnten wir alle Formen und Modifikationen der Wurzeln rechnen, welche der Pflanze zum Winden, Schlingen, zur Stütze, zum Schutze gegen mechanische Einflüsse der Umgebung und so ferner dienen. Im ganzen zählen hieher wiederum fast lauter tropische Pflanzen. Viele von denselben gehören zu den Epiphyten und in einigen Fällen wechselt die Funktion der epiphytischen Wurzeln mit der mechanischen Funktion ab, wie wir sofort näher erklären werden.

Als Beispiel der Halbepiphyten sei, wie Schimper richtig anführt, der berühmte *Banyan* (Ficus bengalensis) aus den indischen Gegenden genannt. Der Same dieses Baumes keimt auf dem Stamme oder auf den Ästen anderer Bäume; die junge Pflanze treibt epiphytische Wurzeln und führt überhaupt ein epiphytisches Leben. Im Verlaufe der Zeit bildet diese Pflanze eine solche Menge von Luftwurzeln, dass der Stamm oder Ast des Wirtbaumes von denselben fast ganz umgeben wird, bis er unter denselben schliesslich abstirbt. Zu dieser Zeit treiben aus den Zweigen des Banyans endogene Adventivwurzeln, welche positiv-geotropisch sind und sich verlängern, bis sie die Erde berühren, in der sie sich sofort in feine Würzelchen auflösen, welche dem älteren Banyan zu Nährwurzeln werden. Die Adventivwurzeln erstarken mit der Zeit so, dass sie die Gestalt von festen, die riesigen Zweige der in die Breite wachsenden Krone unterstützenden Säulen annehmen. Auf diese Weise entsteht aus einem einzigen Individuum des Banyans ein ganzes Wäldchen, welches eine Fläche bis 500 *m* bedeckt. Die Krone des Baumes wird von den säulenartigen Wurzeln gestützt, wodurch die Ähnlichkeit mit einem Wäldchen noch mehr hervortritt.

Fig. 251. **Ficus ligustrina**, deren Wurzeln umfassen den Stamm von Sabal mexicana. (Nach Trelease.)

Auch *Ficus Benjamina* auf den Nikobaren umspinnt mit ihren Wurzeln den Wirtstamm, bis dieser selbst unterliegt und abstirbt. In neuester Zeit hat Trelease aus mexikanischen Gegenden schöne Abbildungen derartiger »Baumwürger« (welche er »strangler« nennt) mitgebracht. Die

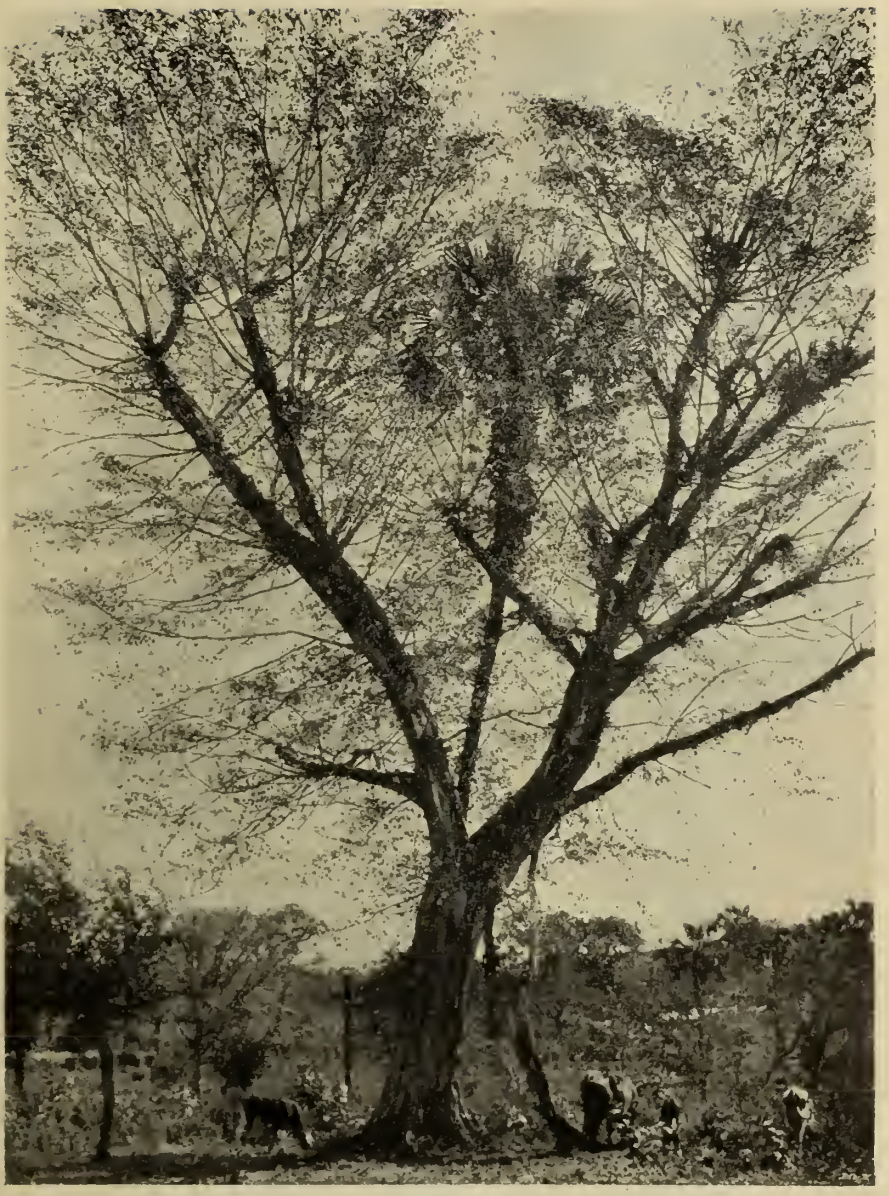


Fig. 252. **Ficus ligustrina,** nachdem sie die Palme (Sabal mexicana) rings umgewachsen und erwürgt hat, bildet sie aus eigenen Wurzeln einen mächtigen Stamm. (Nach Trelease.)

Wurzeln dieses Würgers umspinnen anfangs nur teilweise den Stamm der Palme, aber sie klammern sich fest an denselben an und verbreitern sich in die Fläche, so dass endlich aus ihnen eine mächtige Röhre wird, aus welcher die Palme herausragt. Zu dieser Zeit teilen sich auch starke Zweige ab, welche eine beblätterte Krone bilden. Die umwachsene Palme geht

Fig. 253. **Philodendron melanochrysum** mit vertikalen Nähr- (c) und horizontalen Haftwurzeln (b), a) Stengel, K) Baumstamm. (Nach Went.)

schliesslich ein (Fig. 251—252) und es bleibt dann bloss der Feigenbaum übrig (nach Trelease aus der Verwandtschaft von *Ficus ligustrina*). Aus den eben angeführten Beispielen sehen wir, dass eigentlich der erste Stamm solcher Bäume aus dem Zusammenfliessen eines ganzen Wurzelsystems entsteht. Wir können also hier von unechten Baumstämmen reden.

In Brasilien beschreiben die Reisenden als Baumwürger einige Arten der Gattung *Clusia* und die bekannte *Ceiba Rivieri* Dcne.

Viele epiphytische Pflanzen haben zweierlei Wurzeln: mit einer Art derselben heften sie sich an Bäume oder andere Gegenstände an (Haftwurzeln), mit der anderen befestigen sie sich entweder in der Erde oder nehmen sie die Feuchtigkeit frei aus der Luft auf. Die ersteren sind ihrer Funktion nach rein mechanische Wurzeln, die anderen Nährwurzeln. Auch unser gemeiner Epheu (*Hedera Helix*) hat zweierlei Wurzeln. Die einen, welche die Pflanze nähren und geotropisch sind, verzweigen sich im Erdboden, die anderen erscheinen an den Zweigen der Pflanze und machen sich an Baumrinden oder anderen Substraten fest. Diese letzterwähnten Wurzeln sind dem Geotropismus gegenüber unempfindlich, dagegen sind sie (negativ) sehr empfindlich für Licht und beim Kontakt an dem Substrat für Druck.

Den mechanischen Wurzeln wird zuweilen auch die Funktion von Ranken zugeteilt, deshalb hat sie Mohl zutreffend Wurzelranken benannt. Ein schönes Beispiel führt Went an der epiphytischen Aracee *Philodendron melanochrysum* (Fig. 253) an. An den Noden der sich hinschlingenden Achse *(a)* wachsen negativ-heliotropische, dünnen Stricken ähnliche Adventivwurzeln *(b)*, welche sich einigemal um den Stamm herumwinden, wodurch die ganze Pflanze gleichsam an den Stamm angebunden erscheint. Gleichzeitig jedoch wachsen aus der Aussenseite der Noden viel stärkere Wurzeln, welche positiv-geotropisch und sehr lang sind; diese Wurzeln hängen frei herab, bis sie die Erde erreichen, wo sie sich dann befestigen — das sind also Nährwurzeln. Ähnlicher Beispiele führt Went mehrere an. Darnach, wie diese oder jene Kategorie von Wurzeln auf den epiphytischen Pflanzen entwickelt ist, unterscheidet Went

Halbepiphyten, unechte Epiphyten und wahre oder eigentliche Epiphyten, ausserdem Kletterpflanzen mit Nährwurzeln (ein Beispiel derselben wurde eben angeführt) und Kletterpflanzen ohne Nährwurzeln. Über die hieher gehörigen Details wolle sich der Leser in der zitierten Arbeit orientieren.

Auch Treub beschreibt interessante Fälle, wo sich die Adventivwurzeln in Ranken verwandeln. Besonders schön sehen wir dies an dem in den Wäldern Javas verbreiteten Schlingbaum *Dissochaeta* (Melastomac.), wo sich dessen schwache Kletterstämme mit Hilfe von, um die nächstliegenden Zweige umwundenen Adventivwurzeln anheften (Fig. 254). Andere Beispiele von Haftwurzeln bieten uns *Medinella radicans* (Melastomac.) und die gewöhnliche Vanille *(Vanilla aromatica)*.

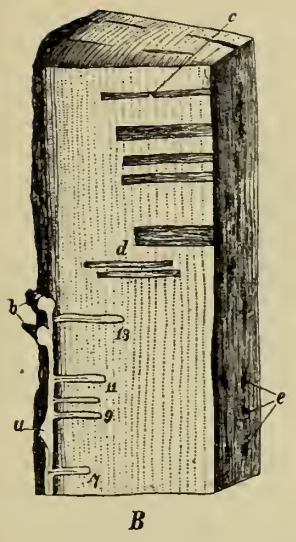
Fig. 254. **Dissochaeta** sp. mit Adventivwurzeln, welche als Ranken dienen. (Nach Treub.)

Fig. 255. **Acanthorhiza aculeata** mit verdornten Wurzeln am Stamme. (Original.)

Schliesslich können sich die Wurzeln auch in Dornen verwandeln und so die Pflanze gegen äussere Feinde schützen. Bekannt ist in dieser Beziehung die amerikanische Palme *Acanthorhiza aculeata* (Fig. 255). Auf ihrem Stamme erscheinen zahlreiche, negativ-geotropische Adventivwurzeln, welche aufwärts gerichtet sind und den ganzen Stamm mit einer dornigen Hülle umgeben. Sie haben die Dicke eines starken Drahtes, sind überaus fest, laufen in eine scharfe Spitze aus und sind ausserdem noch dornig verzweigt. Sie zeigen durchweg keine Wurzelhaube und keine Wurzelhaare und bestehen fast ganz aus lauter dickwandigen, sklerenchymatischen Zellen. Interessant ist, dass aus der Stammbasis zahlreiche, strickförmige Adventivwurzeln treiben, welche aber weich sind und als positiv-geotropisch in den Erdboden eindringen und sich hier verzweigen. Das sind die, die Pflanze nährenden Wurzeln.

Bei der Palme *Iriartea* verdornen die Seitenwurzeln an den dicken, festen, den Stamm an der Basis stützenden Wurzeln. Scott beschreibt ferner die interessante *Dioscorea prehensilis*, deren Knollen in ein Gewebe dorniger Wurzeln eingehüllt sind, mit welchem sie jedoch gleichzeitig im Erdboden stecken. Bei den Dikotylen ist bloss ein einziger Fall bekannt. Es ist dies nach Treub *Myrmecodia echinata* Gaud. auf Java, deren epiphytische Knollen an der Oberfläche abstehende, harte, spitzige Dornen (umgewandelte Adventivwurzeln) tragen.

6. Die Wurzeln der parasitischen Pflanzen. Hieher gehören eigentlich nur die verschiedenartig angepassten Wurzeln der Familie der *Loranthaceen*. Am vollkommensten ist hierin die Keimungsgeschichte und die Entwicklung der Wurzeln unserer einheimischen Gattung *Viscum* erforscht, welche, wie bekannt, auf Wald-, besonders aber auf Nadelholzbäumen (Kiefern, Tannen) wächst. Der Embryo in der eiweisshaltigen Frucht ist vollkommen entwickelt, indem er zwei Kotyledonen und ein Hypokotyl enthält. Bei der Keimung bleiben die Keimblätter, welche als Haustorium dienen, lange in der Frucht verborgen, während das Hypokotyl heraustritt und mit seinem Ende (Fig. 256) sich an die Rinde der Kiefer andrückt. Durch diesen Druck wird das Gewebe im Hypokotylende gereizt, was eine auffallende Verdickung desselben zur Folge hat, bis er sich in eine runde Haftscheibe verwandelt, aus welcher in die Rinde das kegelförmige Haustorium oder der sogenannte Senker eindringt. Erst im zweiten Jahre fällt der Same samt den Keimblättern ab und wächst aus der Terminalknospe ein Blättchenpaar; aber auch in diesem Jahre entwickelt sich die Pflanze nicht weiter, so dass ihr Wachstum ungemein langsam ist. Später wachsen an der Basis des ersten Senkers oder am Hypokotylende seitliche, lange und rundliche Wurzeln, welche unter der Rinde in dem nährenden und weichen Gewebe sich fortziehen (Fig. 257). Aus diesen Wurzeln dringen abermals senkrecht in das Holz neue Senker hinein *(e)*. Im Verlaufe des Holzwachstums werden die ersten und sekundären Senker von Holz umwachsen und oft werden sie an der Basis sogar



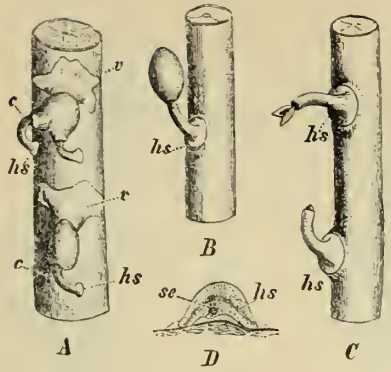


Fig. 256. Keimung des **Viscum album** L. A) Scheinbeere vermittels Viscin (v) dem Zweige aufsitzend treibt das dem Zweige zu bogenförmig sich krümmende Hypokotyl (c), welches am Ende eine Haftscheibe bildet. B) Stadium im folg. Winter, hs) Haftscheibe mehr entwickelt. C) Pflänzchen im 2. Jahre, es bildet sich das erste Blattpaar. D) Junges Haustorium im Durchschnitt. (Nach Gümbel.)

von den Wurzeln abgeschnitten, so dass sie schliesslich absterben, im Holze aber hinterlassen sie senkrechte, wie von Insekten herrührende Kanälchen (Fig. 256, B). Die Wurzeln enthalten viel Chlorophyll und treiben auch Adventivknospen *(a, b)*, aus welchen durch die Rinde neue Stengel nach auswärts hervortreten. Hiedurch vermehrt sich die Mistel auf dem Baume auch vegetativ rasch und zum Nachteile des Baumes. Manche

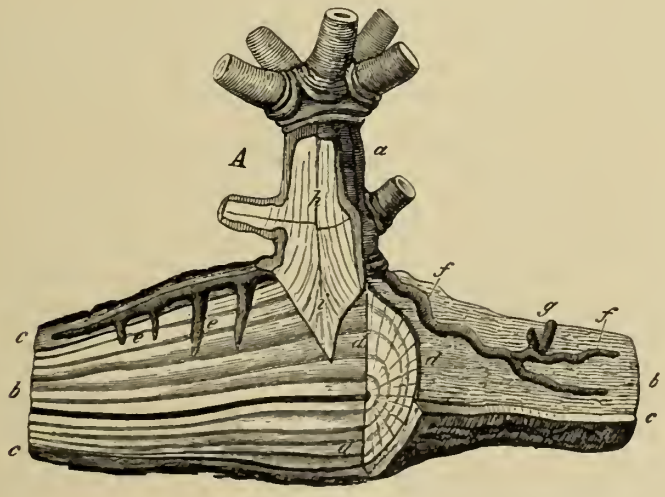


Fig. 257. **Viscum album** L. A) Ältere Pflanze mit dem Hauptsenker (i), mit Seitenwurzeln (f), die auch sekundäre Senker (e) bilden. B) Kieferstammpartie mit alten, abgetrennten und zum Teile abgestorbenen Senkern (c, e, d, 7—13—bis zu diesen Jahresringen reichen sie), a, b) neue Adventivsprossanlagen.

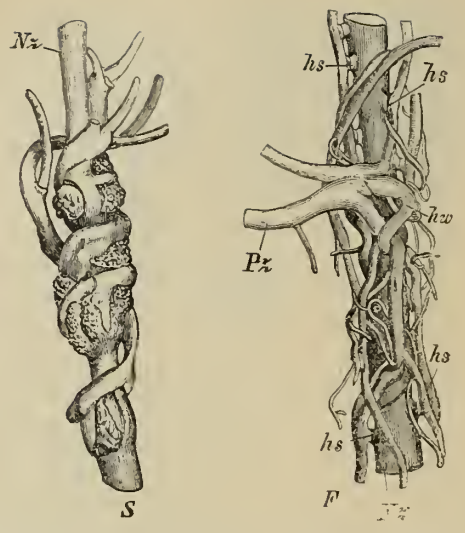


Fig. 258. S) **Struthanthus complexus** Eichl. Der Stengel windet sich um einen Nährast, ohne Wurzeln zu bilden. F) **Phthirusa pyrifolia** Eichl. treibt zahlreiche Adventivwurzeln, welche sich mit den Haustorien dem Wirte anheften. (Nach Engler Fam.)

Kieferwälder werden von diesem Parasiten fast epidemisch überfallen und zum Absterben gebracht (so z. B. in der Umgebung Prags). Man sagt zwar, dass die Mistel bloss Wasser aus dem Stamme aufsaugt, da sie selbst ausgiebig assimiliert, aber es dürfte sich damit doch wohl anders verhalten, wovon der verderbliche Einfluss des Parasiten Zeugnis ablegt.

Von morphologischer Seite müssen wir die Rindenwurzeln als echte Wurzeln ansehen, indem hier die Hauptwurzel verkümmerte und mit einem blossen Haustorium endigt. Dass es sich hier um echte Wurzeln handelt, geht aus dem Umstande hervor, dass viele exotische Gattungen derselben Familie *(Oryctanthus, Phthirusa* — Fig. 258) aus dem Hypokotyl und der Achse selbst echte Wurzeln treiben, welche aber auf der Rindenoberfläche sich hinziehen und nur hie und da Saugsenker senkrecht in die Rinde hineintreiben. Es geht dies ferner aus der Verwandtschaft der Familie der *Loranthaceen* mit der Familie der *Santalaceen* hervor, wo unzweifelhaft echte unterirdische Wurzeln *(Thesium)* vorhanden sind, welche jedoch ebenfalls Haustorien bilden, mit deren Hilfe sie Säfte aus anderen Pflanzen saugen. Durch ihre eigentümliche Lebensweise haben sich allerdings die Wurzeln von *Viscum* verändert, so dass wir bei ihnen die Eigenschaften echter Wurzeln kaum mehr wahrnehmen. Einige Autoren sehen auch die Haustorien der Loranthaceen, von Thesium, Cuscuta, Euphrasia, Lathraea u. s. w. als veränderte Seitenwurzeln an. Wir sind jedoch der Ansicht, dass hiefür keine hinreichenden Gründe vorliegen, hauptsächlich deshalb, weil alle diese Organe exogen aufwachsen und nur die inneren Gefässstreifen, welche in die Rinde und das Holz eindringen, aus dem Bündelgewebe der Hauptwurzel der Achse hervorkommen. Es sind dies gewiss nur biologisch und anatomisch besonders adaptierte Emergenzen.

Bei der Gattung *Cuscuta* gibt es auf der entwickelten Pflanze überhaupt keine Wurzeln, sondern bloss Saugwarzen, welche aus dem schlingenden, fadenförmigen Stengel an den Berührungsstellen direkt sich bilden. Das kommt auch bei einigen Arten der Loranthaceen (so bei *Struthanthus*, Fig. 258) vor, welche sich eng um die Zweige des Wirts winden und ihre Haustorien direkt in die Rinde hineinsenden.

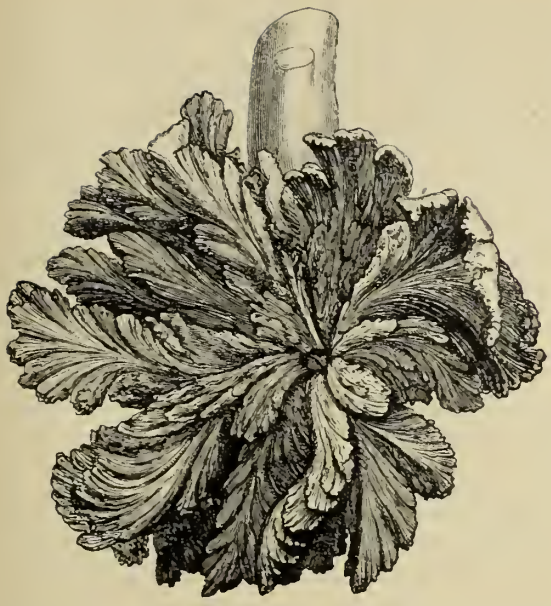


Fig. 259. Holzrose, von welcher ein schmarotzendes **Phoradendron** weggefallen ist. Verkl. (Nach Engler Fam.)

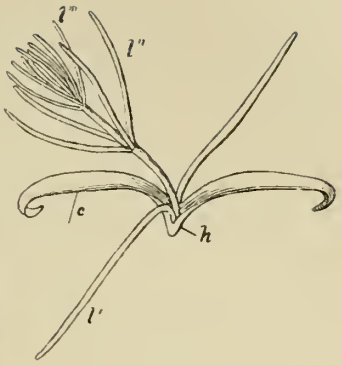


Fig. 259a. **Ceratophyllum demersum** als Beispiel einer wurzellosen Pflanze. h) Hypokotyl, c) Kotyledonen, l') erstes Blattpaar, l'', l''') Blätter im 4zähligen Quirl. (Original.)

Es soll hier endlich eine Bemerkung beigefügt werden, welche die sonderbaren Holz- und Rindenbildungen betreffen, die an Baumstämmen im tropischen Amerika zum Vorschein kommen. Es sind mächtige, holzige und recht zierliche Holzwucherungen, welche durch die Reizung des Parasiten im Wirtgewebe bewirkt wird und an die mannigfaltigen Gallen erinnert. Von der Holzrose (Rose de Palo) fällt zuletzt der parasitische Stock weg und die Holzrose verbleibt allein lange Zeit am Zweige sitzen (Fig. 259).

c) Wurzellose Pflanzen.

Wir haben unter den Phanerogamen mehrere Beispiele solcher Pflanzen, welche ihr ganzes Leben über keine Wurzeln bilden. Viele von ihnen entwickeln schon im Keime und bei der Keimung eine Hauptwurzel nicht einmal im Rudimente. Warum dies geschieht, das beruht auf dem einfachen Umstande, dass diese Pflanzen während ihrer Lebenszeit keine Wurzeln brauchen.

So bildet z. B. schon die Keimpflanze des gemeinen *Ceratophyllum* (Fig. 259 a) keine Hauptwurzel und auch die vollkommen entwickelte Pflanze weist keine Wurzeln auf. Sie ist ganz ins Wasser eingetaucht und deshalb fungiert ihre ganze Oberfläche als Wurzel. Auch mehrere unserer Arten der Gattung *Utricularia* (*U. vulgaris* u. s. w.) zeigen schon bei der Keimung keine Hauptwurzel und später überhaupt keine andere Wurzel.

Auch die im Wasser lebende *Aldrovandia* ist wurzellos. Die unterirdischen Rhizome der humosen Orchideen *Coralliorhiza* und *Epipogon* besitzen ebenfalls keine Wurzeln, weil sie selbst Wurzelhaare tragen, welche die Funktion der Wurzeln versehen. Manche epiphytischen Gattungen der *Bromeliaceen* tragen ihr Leben lang keine Wurzeln, so die ganze Section *Anoplophytum* der Gattung *Tillandsia*. Die auf Baumzweigen in grosser Menge (in Amerika) lebende *T. usneoides*, welche auffallend die Büsche einer hängenden Flechte nachahmt, ist wurzellos. An den Rinden befestigt sie sich mit einer eigentümlichen, klebrigen Substanz, welche an der Luft hart wird.

Die in jeder Beziehung verkümmerte *Wolffia* (Lemnac.) hat keine Spur von einer Wurzel.

Die Zahl derjenigen Pflanzen, bei welchen im jugendlichen Keimungsstadium zwar die Hauptwurzel gänzlich abortiert ist, aber später aus dem Hypokotyl oder aus der Achse Adventivwurzeln hervorkommen, ist grösser. Schon bei den Podostemonaceen haben wir einen ähnlichen Fall gesehen. Die Gattungen *Ruppia* und *Zannichellia* verhalten sich ebenso. Das abgebildete *Nelumbium* (Fig. II, Taf. IV) hat in der Jugend überhaupt keine Hauptwurzel, später treiben aber aus dem Rhizom zahlreiche Adventivwurzeln. Ähnliche Verhältnisse sind bei *Drosera capensis*, *rotundifolia* u. a. vorhanden (siehe S. 310).

C) Das Blatt.

Eine präcise Definition des Blattes lässt sich folgendermassen festsetzen:

Die Blätter der Phanerogamen sind die oberen Teile der Anaphyten, welche auf der Seite der Achse frei abstehen, ein beschränktes Wachstum zeigen und wenn sie kein Bestandteil der Blüte sind, in der Achsel die Knospe tragen, ferner wenn sie nicht terminal sind, eine regelmässige Stellung auf der Achse einnehmen.

Jede andere Definition des Blattes ist unrichtig oder wenigstens nicht allgemein gültig. Auch unsere Definition ist bloss bis zum Worte »Wachstum« allgemein gültig, denn die anderen zwei Charaktere müssen ausnahmsweise aufgefasst werden.

Die Blattform kann allgemein nicht bezeichnet werden, denn das Blatt kann jede mögliche Gestalt, welche sich unsere Phantasie überhaupt nur vorzustellen vermag, haben. Auch was die Funktion anbelangt, lässt sich das Blatt nicht allgemein charakterisieren, denn das Blatt kann alle Funktionen versehen, welche die Pflanze überhaupt verrichtet. Auch das örtliche Verhältnis an der Pflanze ist für das Blatt nicht entscheidend. Die Blätter sind zwar an der Achse zumeist als Seitenorgane gestellt, wir

kennen jedoch auch Blätter, welche als Terminalorgane verschieden gestaltet sind und die Achse abschliessen. Nur eine Eigenschaft des Blattes ist noch charakteristisch, aber diese ist negativ: auf dem Blatte können nämlich Knospen, Sprosse, Wurzeln, Blüten, verschiedene Trichome wachsen, allein niemals wächst ein Blatt auf einem anderen.*) Auch das gehört zur allgemeinen Charakterisierung des Phanerogamenblattes, dass sich in seiner Achsel eine oder mehrere Knospen entwickeln. Dieser Charakter ist wirklich allgemein und dort, wo wir ihn nicht vorfinden (bei vielen Hochblättern oder in den Blüten), beruht das Nichtvorhandensein der Achselknospen nur auf deren Abortierung, denn in der Blüte, in den Achseln der Petalen, Staubgefässe oder Karpelle erscheint die Achselknospe immer, sobald die Blüte vergrünt. Ja selbst dort, wo die Blätter spurlos abortieren (die Blütentraube der Cruciferen, die Cacteen), gelangt oberhalb der abortierten Stelle die Knospe zum Vorschein.

Um unsere Betrachtungen über die Blätter einigermassen einzuteilen, halten wir dafür, dass es am angemessensten sein wird, wenn wir zuerst von den, zur Assimilation bestimmten grünen und dann von den, anderen biologischen Zwecken angepassten oder veränderten Blättern handeln werden. Diese Funktionen sind sehr mannigfaltig (mechanische, sexuelle, Ernährungsfunktionen etc.).

a) Die Assimilationsblätter.

Die wichtigste und häufigste Funktion der Blätter ist die Assimilation, deshalb haben auch die Blätter am häufigsten die Gestalt von grünen, flachen oder auch anders geformten Gebilden. Diese Funktion ist allerdings die hauptsächlichste; nebenbei verrichtet das grüne Blatt, wenigstens zeitweise, auch andere, untergeordnete Dienste (Deckung der Knospen, Blüten etc.). Die Grösse dieser Blätter ist verschieden, aber im grossen und ganzen sind die grünen Blätter im Verhältnisse zu anderen stets von grösseren Dimensionen, damit die Assimilation und Transpiration mit einer womöglich grossen Fläche vor sich gehen könne. Da aber von der Pflanze auch die Verdunstung der Umgebung entsprechend reguliert werden muss, so verändert sich auch aus diesem Grunde die Gestalt und Grösse des Blattes. So entwickeln in trockenen Gegenden die Pflanzen zumeist nur kleine Blätter (Tamarix, Erica, Calluna etc.), in feuchten dagegen Blätter mit flacher und grosser Spreite. Auch die Gestalt und anatomische Zu-

*) Alle Fälle dieser Art, welche Goebel anführt, fallen ebenfalls in eine der 5 genannten Kategorien. So sind z. B. die einzelnen Blätter an den Blättern der Utricularien nichts anderes, als die ersten Blätter der Adventivknospe am Blatte, von welcher sich nicht mehr entwickelt hat. Solche einblättrige Adventivknospen sind auch auf dem Hypokotyl verschiedener Pflanzen usw. bekannt.

sammensetzung des Blattes entspricht den Umständen, unter welchen die Blätter leben. In dieser Beziehung können wir uns nicht in Details einlassen, wir verweisen deshalb diesfalls auf die geographischen Meisterwerke Warmings und Schimpers.

Die grünen Blätter erreichen manchmal riesige Dimensionen. Wir erinnern diesfalls nur an die flachen, ungeteilten Blätter der Gattung *Coccoloba* oder an das geteilte Blatt von *Dracontium gigas,* welches einzeln aus einer unterirdischen Knolle emporwächst und die Höhe von 3 *m*, sowie eine Breite von mehr als 1 *m* im Durchmesser erreicht, oder an die Blätter von *Gunnera scabra,* deren Blattspreite bis 3 *m* im Durchmesser breit wird, oder endlich an die einige Meter langen und breiten Blätter der grossen Palmen.

An dem flachen Blatt kann man schon nach dem Äusseren die dünklere, grüne Ober- und die blässere Unterseite unterscheiden. Es sind dies die sogenannten Bifacialblätter. Diese Differenzierung hat ihren Grund in der anatomischen Zusammensetzung des Blattes; das Blatt ist an der Oberfläche von der Epidermis bedeckt, in welcher sich auf der Unterseite Spaltöffnungen (stomata) befinden; unter der Epidermis auf der Oberseite liegt eine mächtige Schicht sogenannten Palissadengewebes, welches besonders viel Chlorophyll enthält; unter der Epidermis an der Unterseite verbreitet sich der mittlere, hauptsächlichste Teil des sogenannten Schwammparenchyms. Die grüne Oberseite wendet sich stets der Sonne zu. Es geschieht aber auch, dass infolge der Drehung des Blattstieles die Unterseite hinauf- und die Oberseite heruntergelangt, was durchweg zur Folge hat, dass sich die morphologische Oberseite sofort in eine biologische Unterseite und umgekehrt verwandelt. Beispiele hiefür gibt es genug: *Allium ursinum*, *Alstroemeria*, *Luzuriaga radicans*, *Eustrephus, Pharus brasiliensis* (Gramin.), *Metalesia* (Compos.), *Stylidium* u. a. m. Die Ursachen dieser Erscheinung sind teilweise morphologischer, teilweise biologischer Natur und es hat den Anschein, dass sie in verschiedenen Fällen verschieden sind. Es geschieht häufig, dass die Stellung der Blätter allein Anlass dazu gibt, dass eine solche gegenseitige Umkehrung der Blattseiten eintritt. Wenn z. B. kleine und noch dazu an der Bauchseite gewölbte Blätter an die Achse angedrückt sind, wie dies häufig in der Familie der *Thymelaeaceen* (z. B. bei *Struthiola aurea*, *Cryptadenia grandiflora*, *Gnidia pungens* u. a.) der Fall ist, so muss dann natürlicherweise die Rücken- oder Unterseite sich dem Lichte zuwenden und deshalb entwickelt sich diese Seite dann als biologische Oberseite und die Oberseite als biologische Unterseite. Auch in den Brachyblasten der Gattung *Pinus,* wo die Nadeln in der Jugend aneinander angedrückt sind, ist die Schattenseite an der Blattoberseite ausgebildet. In derselben Weise zeigen die zusammengelegten und gerollten Blätter der Gramineen (*Festuca* u. a.) infolge der Zusammenlegung des Blattes die anatomische Oberseite auf der Bauch- und die anatomische Unterseite auf der Rückenseite. Bei dem gemeinen

Grase *Melica nutans* ist die biologische Ober- und Unterseite umgekehrt, hier entstand dies aber infolge des Atavismus, denn bei *M. nebrodensis* und anderen verwandten Arten treten gerollte und deshalb mit verkehrten Ober- und Unterseiten versehene Blätter auf. Die Blätter der *M. nutans* sind zwar flach, aber sie haben von ihren Vorfahren die Umkehrung der Ober- und Unterseite geerbt.

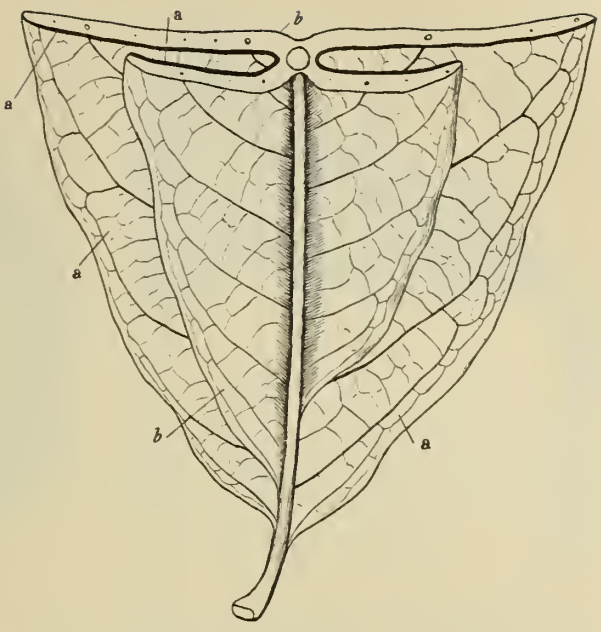


Fig. 260. Doppelspreitiges Blatt (schematisiert). a) Grüne Lichtseite (Bauchseite), b) blasse Schattenseite (Rückenseite). (Original.)

Interessant und ebenfalls nur durch die Lage erklärlich ist die Verkehrung oder Verdrehung der Blattstiele an den Blättern der plagiotropischen Zweige von *Abies pectinata*, *Picea Omorika* und *Picea ajanensis*. Bei den zwei letztgenannten sind die Nadeln in zwei horizontale Reihen gestellt. Die an der Oberseite des Zweiges stehenden Blattnadeln sind dem Zweige angedrückt und deshalb auf der Unterseite grün, oberseits weiss. Auch die unteren Blattnadeln zeigen dieselbe Orientierung, weshalb sie sich an dem Blattstiel umdrehen müssen, um, sobald sie in die seitliche horizontale Reihe gelangen, mit der grünen Unterseite dem Lichte zugewendet zu sein. Bei Abies pectinata findet das Gegenteil statt. Hier sind die Nadeln auf der Oberseite grün, auf der Unterseite weiss. Weil aber alle trachten, in zwei horizontale Reihen mit der grünen Seite hinaufzugelangen, so müssen sich die oberen Blätter mit dem Blattstiel umdrehen.

Hier sollten wir auch der sogenannten Kompasspflanzen (*Lactuca Scariola, Silphium*, *Grindelia viscosa* u. a.) Erwähnung tun, welche ihre Blätter an der Sonne in die vertikale Richtung drehen, so dass die Spreitenebene nach Süden und Norden gerichtet wird und welche die Ober- und Unterseite gleich entwickelt haben (siehe Stahl und Heinricher), ferner von den australischen *Eucalypten* und den xerophilen Phyllodien der *Acacien*, deren Spreiten ebenfalls nicht die plagiotropische, sondern senkrechte Lage einnehmen und deshalb auf beiden Seiten eine gleichmässige Entwicklung zeigen.

Fig. 261. **Sinningia speciosa** mit doppelspreitiger Corolle, deren Zipfel mit blasser Seite gegeneinander gekehrt sind und die äusseren unter den inneren stehen. (Original.)

Fig. 262. Tütenförmiges Blatt einer Ficus-Art in Calcutta. (Nach C. de Candolle.)

Die Ober- und Unterseite des Blattes entwickelt sich umgekehrt, wenigstens bis zu einem gewissen Masse auch bei den Blättern der Wasserpflanzen; so finden wir Spaltöffnungen an der Blattoberseite der Seerose, des Potamogeton natans, des Polygonum amphibium usw. Untergetauchte Blätter (Potamogeton, Sagittaria, Najas, Elodea und andere) besitzen weder Spaltöffnungen noch sonstige normale Gewebe der Luftblätter und zeigen auch keine (biologisch) differenzierte Ober- und Unterseite.

Eine allgemeine Erscheinung bei den Blättern ist deren Teilung. Die Blattspreite teilt sich mehr oder minder tief in zwei Teile, so dass statt eines Blattes zwei oder (bei weiterer Teilung) mehrere entstehen. Diese Erscheinung kehrt in hohem Masse auch in den Blüten bei den sogenannten verdoppelten Staubgefässen wieder, wo diese Teilung normal erfolgt, während die Verdoppelung der Assimilationsblätter eine abnorme Erscheinung ist.

Wenn die Spreite oder das Blatt sich in tangentialer Richtung teilt, so entstehen (abermals in abnormer Weise) doppelspreitige Blätter. Es bekommt dies das Ansehen, als ob an eine Spreite in der Rippe eine zweite Spreite angewachsen wäre, so dass ein solches Blatt dann eine Mittelrippe und 4 kreuzweise abstehende Spreiten zeigt (Fig. 260). Häufig ist eine Spreite kleiner als die andere. Überall gilt hier aber die Regel, dass die einander zugekehrten Seiten gleichmässig entwickelt sind. Wenn also die zweite Spreite an der Oberseite der ersteren zur Entwicklung ge-

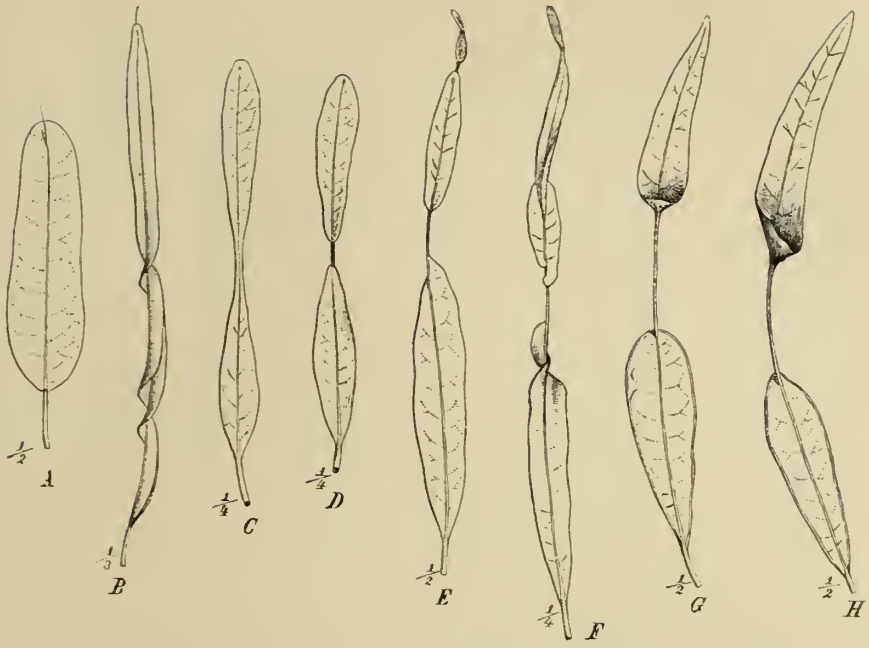


Fig. 263. **Codiaeum variegatum** L. Tütenförmige und spreitenlose Blätter. (Nach Čelakovský.) Verkl.

langt, so sind die grünen Oberseiten der beiden einander zugekehrt. Über die doppelspreitigen Blätter haben wir eingehende Abhandlungen von Braun, Magnus (Sitzungsber. d. Gesellsch. der Naturfreunde, Berlin 1871), Eichler (Michelia Champaca), Čelakovský. Eine gewöhnliche Erscheinung ist die Doppelspreitigkeit an den Blättern des bei uns in Glashäusern kultivierten *Xanthosoma atrovirens* (Arac.). Wir führen hier als Beispiel anstatt der Blätter die Blüten der allgemein bekannten *Sinningia speciosa* (»Gloxinia«, Fig. 261) an. Bei den Blumenhändlern findet man nicht selten eine »gefüllte« Abart dieser Pflanze, welche zwei Corollen besitzt. Die Kronenzipfel stehen hier aber hintereinander, keineswegs abwechselnd, wie es bei gefüllten Blüten der Sympetalen die Regel ist. Wir sehen zugleich, dass die äussere Krone *(a)* mit ihrer blass gefärbten Oberseite der blass gefärbten Unterseite der inneren Krone zugekehrt ist, was bei gefüllten Blüten ebenfalls nicht vorkommt, da bei ihnen beide Kronen gleichmässig mit der blassen Unterseite nach aussenhin orientiert sind. Wir gelangen daraus zu der Erkenntnis, dass wir es hier mit einer doppelspreitigen Krone zu tun haben, welche sich schon ober der Basis in tangentialer Richtung geteilt hat. Die Färbung der Zipfel ist auch auf unserer Abbildung anschaulich wiedergegeben.

Eine allgemein verbreitete Erscheinung bei Blättern der verschiedensten Verwandtschaft sind die sogenannten tütenförmigen Blätter, welche als abnorme Gebilde hie und da vorkommen. Die Blattspreite verwächst

Fig. 264. Blätter von **Veronica longifolia**, welche allmählich die Spreite verlieren. (Nach A. Braun.)

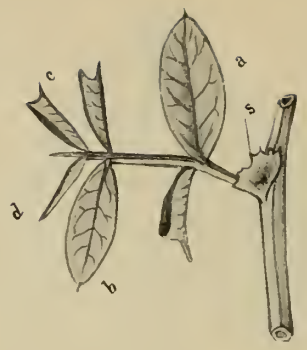


Fig. 265. **Vicia sepium** mit genähten Fiederblättchen; s) Nebenblätter als extraflorare Nektarien entwickelt. (Original.)

nämlich an der Basis mit den Rändern zu einer mehr oder weniger tiefen Tüte, deren äussere Seite die Schatten- und das Innere die Lichtseite des Blattes darstellt. Ich selbst habe diese Tütenbildung wiederholt an der Linde, Ulme, Bergenia und Magnolia beobachtet. Interessant ist dabei, dass diese Abnormität bei manchen Pflanzen konstant, ja erblich wird (siehe Vries). Es ist dies z. B. bei den Linden der Fall, welche, solange sie leben, die Mehrzahl ihrer Blätter nur in Tütenform hervorbringen. C. de Candolle beschreibt auch einen ähnlichen exotischen *Ficus* im botanischen Garten zu Calcutta (Fig. 262). Costerus und Smith führen mehrere Beispiele an exotischen Pflanzen an, ebenso Čelakovský an europäischen Arten.

Eine in dieser Beziehung sehr bemerkenswerte Pflanze ist *Codiaeum variegatum* (Euphorb.), welche Čelakovský eingehend beschrieben hat (Fig. 263). Hier ist der obere Teil des Blattes tütenförmig entwickelt, während der untere flach bleibt. Zwischen beiden Teilen befindet sich eine spreitenlose Rippe. Ausser dieser Variation kommen an der genannten Pflanze auch Formen vor, wo zwei flache Spreiten voneinander bloss durch die Rippe getrennt sind, oder wo die Spreite sich spiralig um die mittlere Rippe windet, oder endlich wo aus der flachen Spreite unter dem Ende die kahle Rippe wie eine Borste hervortritt. Merkwürdig ist hiebei, dass alle diese Variationen auch nur an einem einzigen Individuum zum Vorschein gelangen und zwar nicht als Abnormität, sondern als stetige Eigenschaft. Wir sehen hieran, wie auch abnorme Fälle normal zu werden vermögen. Alle diese Variationen bei Codiaeum kommen hie und da auch

bei anderen Pflanzen vor. So ist es namentlich eine ziemlich häufige Erscheinung, dass eine tütenförmige Spreite an einer langen Rippe aus der unteren flachen Hälfte der Blattspreite hervortritt. Es geschieht auch nicht selten, dass die Spreite an der Rippe teilweise oder ganz an einer oder an beiden Seiten verschwindet (A. Braun, Fig. 264).

Den tütenförmigen Blättern nahestehend sind die sogenannten genähten Blätter, welche in ähnlicher Weise entweder hie und da als abnorme Bildungen vorkommen, oder sich bei einigen Abarten als erbliche Eigenschaft stabilisiert haben. In dieser Beziehung ist der in Gärten gepflegte Strauch *Sambucus nigra* var. *inversa* bekannt, welchen Čelakovský eingehend beschreibt. Die Blättchen der gefiederten Blätter dieser Hollundervarietät zeigen die Spreiten an den Rändern zu langen Röhren verwachsen (wie zusammengenäht), wobei manche Teile flach bleiben, so dass die Entstehung des röhrchenförmigen Teiles aus dem flachen schön zu Tage tritt. — Ich selbst habe dieselbe Erscheinung an *Vicia sepium* (Fig. 265) beobachtet, wo die Seitenblättchen des gefiederten Blattes sich in eine kappenförmige, aber an der Bauchseite noch geöffnete Gestalt umändert. Zuletzt wachsen aber diese kappenförmigen Blättchen ganz zu einem schlauchförmigen Gebilde *(d)* zusammen. Hiebei ist noch das interessant, dass das Fortschreiten der Verwachsung der genannten Blättchen wechselweise beiderseits erfolgt und von der Blattbasis zu dessen Spitze vor sich geht. So stehen den normalen Blättchen *(a, b)* kappenförmige gegenüber, im dritten Paar ist aber das Blättchen *(c)* selbst schon kappenförmig, während das ihm gegenüberstehende Blättchen *(d)* bereits die Schlauchform erhält.

Die doppelspreitigen, tütenförmigen und genähten Blätter sind im Wesen eine gleiche Erscheinung, so dass eine Modifikation aus der anderen leicht abgeleitet werden kann und wirklich kommen auch in der Natur zwischen allen diesen Erscheinungen zahlreiche Übergänge vor. So erhalten wir ein doppelspreitiges Blatt aus einem tütenförmigen, wenn die tütenförmige Spreite der Mittelrippe der Länge nach in der Linie anwächst und an den Rändern sich schlitzt. Solche Fälle hat De Candolle (l. c.) in der Tat an den oberwähnten Feigen beobachtet und Čelakovský beschreibt sie an *Phlox decussata*. Genähte Blätter bekommen wir aus tütenförmigen, wenn nicht nur die Blattbasis, sondern auch die Blattränder bis zur Spitze zusammenwachsen. Eine um die Mittelrippe spiralförmig gedrehte Spreite erhalten wir, wenn die spitzige Basis der Tüte sich allmählich an der Rippe verlängert und die Tüte sich seitwärts aufschlitzt, wie dies bei dem beschriebenen Codiaeum tatsächlich auch erfolgt.

Alle diese morphologischen Erscheinungen sind hochinteressant und würden noch ein weiteres Studium verdienen. Bemerkenswert ist, dass Čelakovský dieselben als Beweisgründe für die Foliolartheorie der Eichen verwendet hat (siehe den III. Teil).

1. Das Wachstum des Blattes.

Die Entwicklung des Blattes als Seitenorgans an der Achse verläuft aus der ersten höckerigen Anlage im ganzen in verschiedener Weise und bietet weder für die botanische Morphologie, noch für die Systematik etwas wichtiges. Nur das kann hervorgehoben werden, dass häufig (aber keineswegs immer) das Wachstum des Blattes seiner phylogenetischen Entwicklung aus der ursprünglichen Gestalt entspricht (gefingerte, gefiederte, schildförmige Blätter, Nebenblätter etc.). Die Entstehung der zusammengesetzten Blätter können wir sehr gut und verlässlich durch die Vergleichung der Blätter an einem und demselben Individuum vom Keim- bis zum Blütenstadium lösen. Und wenn dies noch nicht hinreichen sollte, so können wir die Vergleichung mit den Blättern von Pflanzen aus der nächsten Verwandtschaft zu Hilfe nehmen. Wer sich im Detail über die Blattentwicklung in der Jugend belehren will, den verweisen wir auf die diesbezüglichen Arbeiten Eichlers, Prantls und Goebels. Die Anlage des Blattes erfolgt an der entwickelten Achse unterhalb des Vegetationsscheitels in der Form eines einfachen Seitenhöckers. Dass dies bei den Keimblättern (obzwar sie ebenfalls Blätter sind!) und auch an der Keimpflanze nicht der Fall ist, haben wir bereits in dem von der Keimung handelnden Kapitel bemerkt und werden wir darauf noch im Kapitel über die Gliederung der Kaulome zurückkommen.

Die Blätter der Phanerogamen unterscheiden sich von der Achse dadurch, dass sie nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt wachsen, nämlich bis zu der Zeit, wo sie sich zu ihrer ganzen, ringsum abgeschlossenen Form ausgestaltet haben. Sie besitzen daher nicht einen lebendigen Scheitel oder eine Meristemstelle, aus welcher sie fortwährend nachwachsen, wie wir dies bei einigen Gefässkryptogamen (Lygodium, Gleichenia u. a.) gesehen haben. Dennoch haben wir Ausnahmen von dieser Regel, allerdings jedoch sehr seltene. Die Gattung *Guarea* (Meliac.) z. B. hat einfach gefiederte, grosse Blätter, welche an der Spitze, wie bei den genannten Farnen eine »Knospe« zeigt, aus welcher sie nach einer Ruhesaison neuerdings weiter wachsen, während an der Blattbasis die alten Seitenblättchen abfallen. Ein zweites Beispiel bietet uns die sonderbare *Welwitschia*, welche ihr Leben lang nur zwei grosse, lederartige, bandförmige Blätter trägt, welche an der Basis fortwährend nachwachsen, während die Enden sich zerfasern und absterben.

Wenn sich ein seitliches Blatthöckerchen anlegt, so bemerken wir, dass die Spitze desselben die Stelle ist, aus welcher das Höckerchen akropetal nachwächst. Allein dies geschieht nur kurze Zeit, denn bald hört die Tätigkeit der Spitze auf und das Wachstum beginnt sich sehr lebhaft an der Basis des Höckerchens zu äussern, nämlich in der Mitte der Höckerchenbasis, denn auch die Aussenschicht der Höckerchenbasis

in ihrem Wachstum bald aufhört. Aus dieser Aussenschicht der Basis bildet sich nämlich das Blattpolster nebst den Nebenblättern (wenn solche vorhanden sind) und die weitere Entwicklung erfolgt aus der Basismitte des Höckerchens. Nun wächst das Blatt längere Zeit aus der Basis so, als ob es sich aus der Achse langsam herausschieben würde — es ist nämlich an der Spitze am ältesten und der Basis zu immerfort jünger.

Das ist die gewöhnlichste Art der Entwicklung, von welcher es aber sehr viele Abweichungen und Modifikationen gibt. So z. B. haben wir Blätter, welche ihre ganze Entwicklungsdauer hindurch an der Spitze wachsen, wo also die Basis der älteste und die Spitze der jüngste Teil des Blattes ist. Wir wissen bereits, dass auf diese Art die Blätter der Farne sich entwickeln. Als hieher gehörige Beispiele unter den Phanerogamen kann man anführen: *Murraya exotica* (Rutac.), *Drosophyllum lusitanicum*, die schon genannte *Guarea, Utricularia*, *Simaruba excelsa*, *Pterocarya*, *Philodendron*, *Rhopala* (Proteac.) u. a.

Interessant ist die Entwicklungsgeschichte der Blätter bei der Gattung *Cycas* und deren Verwandten. Das junge Blatt von Cycas hat sehr viel Ähnlichkeit mit dem jungen Farnblatt, wodurch die phylogenetischen Beziehungen beider abermals bestätigt werden. Das Blatt entwickelt sich, solange es nicht vollkommen ausgebildet ist, an der Spitze, so dass es an der Basis am ältesten erscheint. Die Fiederblättchen sind spiralig mit der Spitze einwärts gerollt und auch die Spitze des ganzen Blattes ist auf diese Weise gerollt (C. Touarsii und viele Zamien). Die jungen Blätter der Gattung *Stangeria* sind mit ihrer Spreite sogar ganz spiralig einwärts gerollt, wie bei den Farnen und auch die Fiederblättchen sind eingerollt. Der Umstand, dass bei der Mehrzahl der Arten die Spitze des ganzen Blattes gerade ist, scheint mir dafür zu sprechen, dass der Cycadeentypus sich bereits bedeutend von den Farnen entfernt hat. Dies findet noch deutlicheren Ausdruck bei der Gattung *Encephalartos*, wo Blatt und Fiederblättchen in der Jugend gerade vorhanden sind.

Auch die von allen anderen Gymnospermen so sehr abweichende *Ginkgo* ist durch ein Blattwachstum ausgezeichnet, welches an jenes mancher dichotomisch geteilter Farnblätter erinnert. Es wächst hier nämlich die Spreite ebenfalls an der Spitze u. zw. längere Zeit hindurch, wobei die dichotomische Teilung des Blattes erfolgt.

Wenn die Blätter der Phanerogamen gefiedert oder verschieden geteilt sind, oder wenn sie eine besondere Gestaltung aufweisen, so können sie, auch was das Wachstum anbelangt, verschiedenartig variieren. So wachsen die seitlichen Blättchen oder Fiedern anders als die basalen. Prantl unterscheidet bei diesen Modifikationen 3 Typen:

1. Basiplaste, wo das Wachstum an der Spitze bald aufhört und das weitere Wachstum des Blattes an dessen Basis erfolgt. Wenn die Blätter geteilt oder gefiedert sind, so entwickeln sich die Fiedern in basi-

petaler Folge. Hieher zählt die Mehrzahl der einnervigen Blätter (bei den Monokotylen, Koniferen usw.).

2. Pleuroplaste, wo das Wachstum an der Spitze länger dauert und das Nachwachsen des übrigen Spreitenteils an den Rändern erfolgt, so dass die Mitte der Spreite der älteste Teil des Blattes ist. Beispiele haben wir an Aristolochia, Rhamnus Frangula, Syringa vulgaris, Quercus, Corylus, Tilia, Ulmus, Populus. Wo die Blätter gelappt oder geteilt sind, entwickeln sich die Fiedern in akropetaler Anordnung.

3. Euklade, wo die Teilung des Blattes schon in dessen jüngstem Stadium stattfindet. Beispiele: Juglans, die Papilionaceen u. a.

Goebel bemerkt zu dieser Einteilung, dass sich dieselbe nicht in allen Fällen bewährt.

Die schildförmigen Blätter (Tropaeolum, Hydrocotyle, Umbilicus usw.) entwickeln sich keineswegs gleichmässig an ihrem ganzen Umfange, wie aus ihrer Form geschlossen werden könnte, sondern von der Spitze zur Basis, geradeso wie andere Blätter, was ihrer phylogenetischen Entstehung entspricht, wie wir noch später hören werden. Auch die gefingerten Blätter wachsen in ihren Blattfiedern so, was aus ihrer Entstehung aus der unpaarig-gefiederten Form erfolgt.

Es kommt uns aber nicht als geraten vor, in der Blattentwicklung die phylogenetische Bedeutung seiner Form in jedem Falle zu suchen, denn wir wissen gut und haben viele Belege dafür, dass die Entwicklungsgeschichte auf Abwege zu führen vermag.

2. Die Zusammenlegung der Blätter (Vernation).

Die Spreite der jungen Blätter ist in der Knospe verschiedenartig zusammengelegt. Diese Zusammenlegung wird von den Botanikern mit dem Worte »Vernation« bezeichnet. Es herrscht hier eine grosse Mannigfaltigkeit in der Art und Weise, wie die Spreite zusammengelegt wird und diese Zusammenlegung wird noch durch die Gestaltung der Achse, die Lage der Knospe, endlich durch den Charakter der Nebenblätter, Dornen etc. kombiniert. Im ganzen kann aber gesagt werden, dass das Blatt selbst oder dessen Nebenblatt durch seine Zusammenlegung dem Schutze der jüngeren Knospenteile oder, wenn das Blatt zusammengesetzt ist, dem Schutze seiner eigenen, jüngeren Fiedern dienlich ist (siehe Aquilegia).

Die Systematiker sollten der Vernation mehr Beachtung schenken, denn, soviel mir aus meiner Erfahrung bekannt ist, charakterisieren gewisse Vernationsarten nicht nur ganze Gattungen, sondern auch ganze Familien, ja sogar ganze Gruppen von Familien. Es kann also die Vernation ein guter Wegweiser für die Abschätzung der verwandtschaftlichen Beziehungen sein. Leider fehlt uns ein Sammelwerk über diesen Gegenstand.

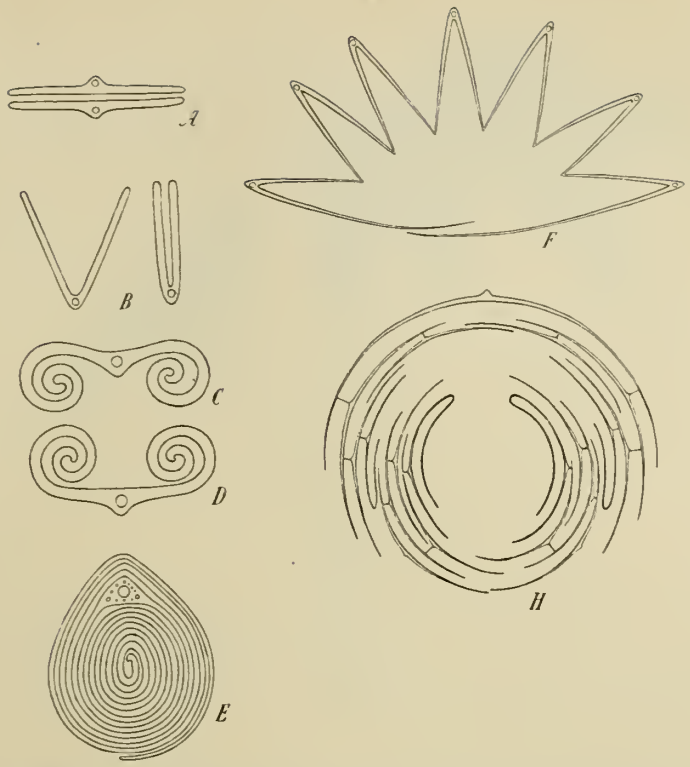


Fig. 266. Zusammenlegung der Blätter (Vernation). A) Viscum album, B) Allium Scorodoprasum, C) Primula officinalis, D) Viola hirta, E) Araceae, F) Alchemilla vulgaris, H) Aquilegia vulgaris. (Original.)

Die einfachste Art der Zusammenlegung der jungen Blätter ist die, wo die Blattspreite in gerader Richtung an die gegenständige Spreite sich anlegt (flache Blätter, folia plana, Fig. 266 *A*). Dies findet namentlich bei gegenständigen Blättern in einigen Familien statt (Rubiaceae, Coffea, Viscum). In anderen Fällen legt sich die Spreite mit beiden Hälften gerade aneinander (zusammengelegte Blätter, folia conduplicata, Fig. *B*). Beispiele haben wir an Allium Scorodoprasum, an exotischen Cypripedien, an Magnolia, Trifolium, Oxalis Acetosella, Cytisus Laburnum u. a. In noch anderen Fällen rollen sich die Spreitenränder unterwärts ein (zurückgerollte Blätter, folia revoluta, Fig. *C*). Beispiele: Primula (mit Ausnahme der Sektion Auricula), Polygonum, Isatis, Rumex. Manchmal rollen sich die Ränder der Spreite hinauf (eingerollte Blätter, folia involuta, Fig. *D*). Beispiele: Mercurialis, Nymphaea, Pirus communis, Viola. Es kommt auch vor, dass das Blatt mit beiden Rändern in derselben Richtung spiralig zusammengerollt ist, wo wir es dann mit übergerollten Blättern (fol. convoluta) zu tun haben (Fig. *E*). Beispiele: Die Araceae, Gramineae, Ficus elastica. Wenn die Spreite den Hauptnerven nach faltig zusammengelegt ist, so haben wir gefaltete Blätter (fol. plicata, Fig *F*) vor uns. Beispiele:

Fig. 267. **Jatropha** sp. mit dem jungen Blatte (a), welches dachartig die Endknospe deckt. (Original.)

Alchemilla, Fragaria, Ribes, Acer, Veratrum, Carpinus. Schliesslich können die Spreiten wie ein Taschentuch vielfach zerknittert sein und heissen solche Blätter dann zerknitterte Blätter (fol. corrugata). Ein Beispiel haben wir an Rheum. Eine sehr interessante Vernation zeigen die Blätter der G. Jatropha (Fig. 267). Die Blätter dieser Pflanze sind handnervig mit verwachsener Basis. In der Jugend stellt sich das Blatt terminal in der Richtung des Stammes und die Blattlappen hängen derart herab, dass das ganze Blatt gleichsam ein Dach ober der jungen Endknospe bildet. Erst in vorgeschrittenem Stadium neigt sich das Blatt mit dem Blattstiel seitwärts und breitet sich wagrecht aus. Etwas Ähnliches kommt auch bei dem Podophyllum peltatum vor. Eine besondere Modifikation der Zusammenlegung der Blätter finden wir dort, wo die Spreite handnervig und häufig bis zu mehreren Graden geteilt erscheint. So z. B. bei Aquilegia (Fig. 266 *H).* Hier sind stets die jüngeren Fiedern von den älteren dachartig gedeckt, nur die innersten Fiedern pflegen zusammengelegt zu sein. Das Ganze zeigt ein köpfchenförmiges Aussehen; selbstverständlich deckt in der Knospe ein Blatt das andere überhaupt nicht. Nennen wir diesen Typus köpfige Blätter (folia capitata). Auch bei Thalictrum, Isopyrum und Geranium habe ich diese Vernationsform beobachtet. Ich bin jedoch der Ansicht, dass durch das hier angeführte die Vernationsformen der Blätter keineswegs erschöpft sind und dass es wohl möglich sein wird, noch viele andere Typen festzustellen.

3. Die Nervatur der Blätter.

Aus der Achse laufen ein oder mehrere Stränge von Gefässbündeln in die Basis oder den Stiel des Blattes, von wo aus diese Bündel in verschiedener Weise in der Spreite verlaufen und sich verzweigen. Die Art und Weise der Anordnung dieser allgemein Adern, Nerven oder Rippen genannten Bündel heisst Nervatur.

Die Nerven treten manchmal aus dem übrigen Gewebe (Mesophyll) in scharfen Konturen auf der Oberfläche (Quercus, Eucalyptus, Bambusa) hervor, ein andermal ist bloss der Mittel- oder Hauptnerv deutlich sichtbar, während die übrigen Nerven sich auf der Oberfläche verlieren, indem sie von dem Blattgewebe verdeckt sind (so überall bei fleischigen und manchen einnervigen Blättern, bei den meisten krautigen Pflanzen, bei den Blattnadeln der Koniferen etc). Diese Nervatur tritt aber (sowie auch anderwärts) deutlich zu Tage, wenn das Blatt vertrocknet.

Die Blattnervatur bietet, was ihre Zusammensetzung anbelangt, bei jeder Pflanzenart ein eigentümliches, charakteristisches Bild, so dass der erfahrene Fachmann schon nach der Nervatur die Familie, ja häufig auch die Arten leicht zu unterscheiden vermag (hauptsächlich in der Dendrologie). Es wurden deshalb Versuche gemacht (Ettingshausen), bestimmte Nervaturstypen für bestimmte Gattungen oder Familien hervorzuheben. Es wurde diesfalls auch eine besondere Nomenklatur eingeführt. Die Bedeutung eines solchen Studiums wäre allerdings weitreichend, namentlich für die Palaeontologie, denn die auf uns herübergekommenen Reste der Kreide- und Tertiärformation in den Erdschichten setzen sich vorwiegend nur aus Blattabdrücken von Bäumen und Sträuchern zusammen. Leider sind alle diese Versuche ohne positiven Erfolg geblieben, denn es hat sich gezeigt, dass sich, namentlich bei tropischen Baum- und Strauchgattungen (und in den Tropen sind eben hauptsächlich holzige Typen vertreten, sowie es auch in den oben erwähnten Abdrücken der allermeiste Fall ist) — aus der Nervatur allein nirgends verlässliche Gattungs- oder Familiencharaktere hervorheben lassen. Häufig kommt ein und derselbe Typus der Nervatur auch in zwanzig verschiedenen Familien vor, oder begegnen wir wiederum in derselben Familie den verschiedenartigsten Nervaturstypen. Es geht daraus allerdings die Unzuverlässlichkeit des Bestimmens fossiler Blätter aus der Nervatur allein, wenn nicht noch andere Behelfe zur Hand sind (Blüten, Früchte, Zweige etc.) hervor. Wir gelangen somit zu dem Schlusse, dass die Nervatur zwar als ein wichtiger Wegweiser für das Bestimmen der Gattungen und Arten dienen kann, aber nirgends allein und für sich ein entscheidendes Kriterium abzugeben vermag.

In die Spreite verläuft zumeist ein Hauptnerv, welcher sich bis in die Blattspitze verlängert und beiderseits Sekundärnerven abzweigt. Diese

teilen sich abermals in neue Seitennerven u. s. f., so dass aus dieser Verzweigung ein ganzes netzförmiges Nervensystem entsteht. Diese Nervatur unterscheidet sich von der ähnlichen bei den Farnen (siehe S. 193, I) hauptsächlich dadurch, dass die Hauptnerven an der Basis stärker zu sein und gegen die Spitze zu langsam dünner, dann dass die Seitenzweige fortschreitend schwächer und schwächer zu werden pflegen. Die Sekundärnerven an den Blatträndern verhalten sich verschieden; entweder verschwinden sie in der zarten Nervatur, oder sie verbinden sich bogenförmig. Besonders charakteristisch ist deren Verbindung z. B. bei *Ficus elastica* oder bei der Gattung *Eucalyptus*, wo die Bögen (Anastomosen) zu einem gemeinsamen, mit dem Blattrande parallel verlaufenden Nerv (Fig. 326) zusammenfliessen. Der Hauptnerv trennt manchmal an der Basis zwei grosse Seitennerven ab, welche dann durch die ganze Spreite laufen, wodurch das Blatt dreinervig erscheint (Cinnamomum zeylanicum, Melastomaceae u. a.).

In anderen Fällen laufen aus der Basis selbst oder aus dem Blattstiel mehrere selbständige Hauptnerven aus, welche, wenn das Blatt herzförmig ist, in der Blattspreite strahlenförmig verlaufen (handnervige Blätter). Beispiele haben wir an Plantago, Acer, Ribes, Aesculus usw.

Wir können im ganzen die Nervatur der Mono- und Dikotylen gut unterscheiden. Bei den ersteren läuft fast ausnahmslos durch die Spreite eine verschieden grosse Anzahl paralleler Nerven, welche in der Blattinsertion unverbunden in die Achse hineinlaufen. Alle Gräser, Cyperaceen, Typhaceen, Liliaceen usw. zeigen eine parallele Nervatur (Fig. 315). Die parallelen Nerven sind entweder ungleich (abwechselnd) stark, oder alle gleich stark; fast durchweg ist der Mittelnerv etwas kräftiger als die übrigen. Die parallel verlaufenden Nerven sind entweder überhaupt nicht oder nur hie und da durch spärliche Quernerven verbunden (Glyceria). Bei *Bambusa* kommt eine von den übrigen Gräsern etwas abweichende Nervatur vor. Im Blatte verläuft ein Hauptnerv und beiderseits desselben befindet sich eine grössere Anzahl von gleich dünnen Nerven, zwischen welchen viele feine, parallele Nervillen verlaufen, die sämtlich quere Verbindungen zeigen, wodurch ein ganzes System einer viereckigen Nervatur entsteht. Etwas Ähnliches ist auch bei *Typha*, *Pandanus* und bei den *Musaceen* vorhanden.

In den Familien der *Musaceen*, *Zingiberaceen*, *Marantaceen* und *Araceen* ist ein Nervaturstypus verbreitet, welcher einen starken Mittelnerv enthält, von welchem sich zahlreiche parallele Sekundärnerven abzweigen. Bei den Palmen ist die Nervatur in anderer Weise eigentümlich. Hier laufen aus dem Blattstiel strahlenförmig überaus zahlreiche einfache Nerven aus (so bei Latania und Chamaerops) oder es läuft durch die Mitte ein Hauptnerv, von dem sich dichte, einfache, parallele Sekundärnerven abzweigen (Phoenix, Kentia).

Eine sonderbare Nervatur zeigt die Gattung *Hydrocharis* (Fig. 285). Hier laufen aus dem Blattstiel mehrere parallele, bogenförmige Nerven

aus, welche durch ziemlich dichte, querlaufende Nervillen verbunden sind. Es ist hier also der parallele Typ der Monokotylen und die netzige Nervatur der Dikotylen gleichzeitig ausgedrückt. Die Blätter vieler Arten von *Potamogeton* und *Aponogeton* (Pot. lucens u. a.) besitzen zwar ebenfalls zahlreiche, parallel verlaufende Hauptnerven, aber dazwischen dichte Queradern, wodurch ein zusammengesetztes Netz entsteht.

Die Ursache, warum bei den Monokotylen die parallele Nervatur vorherrscht, hat man in der Art ihrer Einfügung in die Achse zu suchen. Der grösste Teil derselben kommt nämlich breitbasig aus der Achse hervor, ja zumeist geschieht dieses Herauswachsen aus der Achse mit dem ganzen Umfange. Es ist deshalb natürlich, dass in die breite Basis auch eine grössere Zahl paralleler Nerven eintritt. Und in der Tat pflegt dort, wo bei den Monokotylen die Blätter in einen dünnen Blattstiel verschmälert sind, auch die netzige Nervatur entwickelt zu sein. Bemerkenswert sind in dieser Beziehung die Gattungen *Smilax* und *Dioscorea*, deren Nervatur zur Gänze an die Dikotylen erinnert. Auch die Gattungen *Arum, Caladium, Anthurium* u. a. aus der Familie der *Araceen* zeigen eine verzweigte Blattnervatur, obzwar keineswegs in solchem Masse, wie bei den zwei obgenannten monokotylen Gattungen.

Hier müssen wir auch von der Nervatur der Gymnospermen Erwähnung tun, welche im Pflanzensysteme so viele interessante Beziehungen zu den Gefässkryptogamen und den phanerogamen Angiospermen aufweisen. Weil die Koniferen und Cycadeen mehrkotyle Typen sind, so könnte man erwarten, dass die Nervatur ihrer Blätter jener der Dikotylen entsprechen werde. Aber es ist dies nicht der Fall, denn in dieser Hinsicht zeigt eine ähnliche Gestaltung und Nervatur der Blätter bloss die Gattung *Gnetum*, wodurch abermals die näheren Beziehungen der Familie der *Gnetaceen* zu den Angiospermen bestätigt werden.

Bei den Cycadeen und Koniferen ist allgemein die Nervatur der Gefässkryptogamen verbreitet. In den Blattnadeln der Abietineen verläuft ein einziger starker, äusserlich sichtbarer Nerv, neben demselben gibt es aber noch einige andere schwache, welche aus dem Mesophyll nicht hervortreten (Pinus). Die Blätter der Gattung *Dammara,* der *Araucaria imbricata* und *Nageia* (Podocarp.) sind durch eine grosse Anzahl dünner, parallel verlaufender Äderchen ausgezeichnet. Die Nervatur der Blätter von *Ginkgo* ist strahlenförmig, aus lauter gleich starken, gabelig verzweigten Nerven bestehend und erinnert dieselbe in jeder Beziehung an die Nervatur der Farne, so besonders an jene der Gattung *Adiantum*.

Die Gattung *Cycas* besitzt ein unpaarig gefiedertes Blatt, dessen Seitenfiedern von einem einzigen, starken Mittelnerv durchzogen sind. Die Blätter der mesozoischen Gattungen *Nilssonia* und *Pterophyllum* waren teilweise einfach, teilweise mehr oder weniger in seitliche Abschnitte geteilt. Aus der Mittelrippe liefen zahlreiche, schwache Nerven parallel in die Abschnitte oder die ganze Spreite hinein. Aus diesen alten Typen ent-

wickelten sich die noch lebenden Gattungen *Zamia*, *Encephalartos* und *Dioon*. Die Gattung *Stangeria* besitzt unpaarig gefiederte Blätter, deren Fiedern zwar einen Mittelnerv enthalten, von welchem sich jedoch abermals gleichstarke, parallele, sekundäre Äderchen auf die Art wie bei Pterophyllum oder überhaupt bei den Farnen abzweigen. *Bowenia* mit doppelt gefiederten Blättern zeigt in den Fiederabschnitten eine ganz parallel verlaufende Nervatur.

4. Die Nebenblattbildungen.

Das grüne Blatt ist gewöhnlich in eine flache Spreite von verschiedener Gestalt verbreitert, welche entweder mit breiter Basis direkt auf der Achse sitzt, oder sich zu einem dünnen Blattstiel verschmälert, welcher zumeist nur mit einer schmalen Basis der Achse aufsitzt. Die Stelle an der Achse, wo das Blatt aufsitzt, pflegt manchmal besonders herausgewölbt zu sein und zeigt sich uns als Blattpolster, welches samt der Achse sich noch bedeutend verlängert. Solche deutliche Polster zeigen viele Koniferen *(Pinus, Larix, Picea* u. a.). Gewöhnlich ist aber von den Blattpolstern in dem vollkommen entwickelten Stadium der Pflanzenachse keine Spur vorhanden. Dagegen sehen wir häufiger, dass die Ränder der Blattstielbasis mit mehr oder weniger scharfer Kante an der Achse herablaufen, wodurch die ganze Achse an der Oberfläche ein kantiges Aussehen gewinnt *(Vaccinium Myrtillus, Myrsine, Olearia)*; auch hier verlängern sich bei fortschreitendem Längenwachstum der Achse die den einzelnen Blättern zugehörigen Kanten bedeutend. Manchmal geschieht es, dass die eben erwähnten Kanten sich flügelförmig verbreitern und tatsächlich eine flache, leistenförmige Spreite tragen. So wird ein solcher Stengel mehr oder weniger flügelartig *(Verbascum, Symphytum, Cirsium, Centaurea montana)*. Die herablaufenden und häufig geflügelten Ränder der Blattinsertion nennen die Systematiker Blattspuren. Interessant ist es, dass wir überall, wo Blattspuren vorkommen, beobachten können, dass auf einer Seite des Blattstiels (u. zw. immer auf derselben Seite) die eine dieser Spuren kürzer und auf der anderen Seite länger ist. Es ist dies die sogenannte anodische und katodische Seite, welche uns das Fortschreiten der genetischen Spirale, in welcher die Blätter an der Achse angeordnet sind, andeutet (siehe das Kapitel über die Phyllotaxis).

Impatiens bicornuta Wall. veranschaulicht uns in dieser Beziehung die Sache sehr schön (Fig. 268). Auf den Seiten des Blattstieles *(L)* sind 2 Stipulardrüsen*), von denen jedoch die linke beträchtlich grösser ist als die rechte und mit scharfer Spur am Stengel herabläuft, während die

*) Diese Stipulardrüsen halten einige Autoren für umgewandelte Blattzähne, was eigentlich gleich ist, da die Blattzähne nicht selten die Beendung der Blattsegmente darstellen.

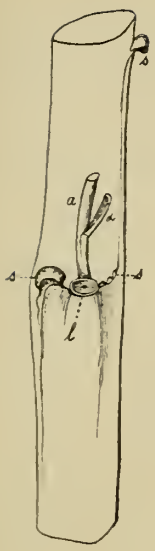


Fig. 268. **Impatiens bicornuta,** l) abgeschnittenes Stützblatt, s) Stipalardrüsen, untereinander in der Richtung der genetischen Spirale verbunden; a) Achselzweig, x) erstes Blatt desselben. (Original.)

rechte sich ebenfalls mit scharfer Spur mit der nachfolgenden grossen Drüse verbindet. Hier erblicken wir eigentlich in der Tat die theoretisch vorausgesetzte genetische Spirale in Gestalt einer scharfen Leiste, welche sich spiralig um den Stengel windet. Der Achselzweig (*a*) trägt das erste Blatt stets an der anodischen Seite. Wenn es ausnahmsweise auf die katodische fällt, so ist es sehr verkümmert und erst das zweite (auf der anodischen Seite) stark entwickelt.

Eine eigentümliche Form haben die Blattspuren bei *Lactuca viminea* (Fig. 269). Hier laufen Streifen der grünen Spreite als grüne Gürtelchen längs des weissen Stengels bedeutend tief herab und sind dieselben in der Mittellinie an die Achse angewachsen, sonst aber frei. Hier sind es ursprünglich die geöhrt-verbreiterten Seitenteile der Spreite, wie wir dieselben bei der verwandten *Lactuca Scariola* sehen (Fig. 269). Diese Öhrchen haben sich bei *L. viminea* noch mehr nach unten ausgedehnt. Der vorliegende Fall unterscheidet sich von den gewöhnlichen geflügelten Stengeln dadurch, dass die Leiste nicht mit dem Rande, sondern mit der Mittellinie an die Achse angewachsen ist.

In diese Kategorie gehören auch die geflügelten und deshalb assimilierenden Stengel und Achsen überhaupt, deren Blätter öfters verkümmert erscheinen. Es kommt hier wiederum die Gegenseitigkeit zwischen den assimilierenden Organen deutlich zum Vorschein, welche sich in der Weise äussert, dass, wenn ein anderes Organ die Assimilation besorgt, die Assimila-

Fig. 269. **Lactuca viminea** (rechts) mit weissem Stengel (b) und herablaufenden grünen Blattöhrchen (a). **Lactuca Scariola** (links) mit kurzen Blattöhrchen (a). (Original.)

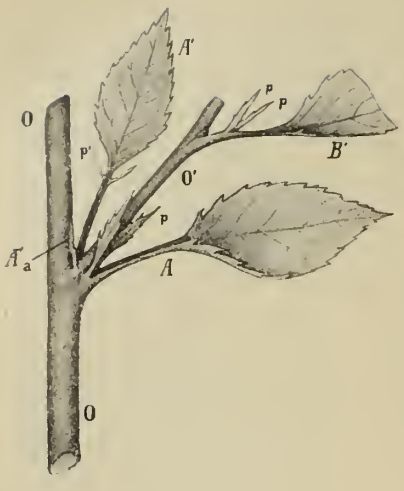


Fig. 270. **Pirus communis.** Steriler Jahrestrieb mit Seitenästchen (O'), dessen erstes Blattpaar teils als Niederblatt (A'a), teils als Laubblatt mit den Nebenblattabschnitten unter der Spreite (A'p') erscheint. (Original.)

tionsblätter reduziert sind oder abortieren. Ein Beispiel dieser Art bieten die geflügelten Stengel von *Genista sagittalis*. Hier ist der Stengel in zwei breite Flügel verbreitert, wobei wir deutlich sehen, dass immer zwei Flügel von den Rändern der Blattinsertion herablaufen. An der Basis der Zweige sind die Flügel nicht verbreitert und können wir dort auch gut beobachten, dass an beiden Seiten der Blattinsertion nur scharfe Kanten, wie bei den übrigen Arten der Gattung *Genista, Sarothamnus* u. a. herablaufen. Besonders interessant ist, dass ähnliche, geflügelte Stengel mit mehr oder weniger reduzierten Blättern bei Gattungen der verschiedensten Pflanzenfamilien zu finden sind.

Der Blattstiel ist bloss der verschmälerte und veränderte Unterteil des Blattes, wie bisweilen an den Übergängen der Blätter an einer und derselben Pflanze oder auch an verschiedenen Arten derselben Gattung zu ersehen ist. Manchmal verbreitert sich die Basis des Blattstiels zu einer flachen Scheide, welche dann mehr oder weniger den Stengel umhüllt oder umfasst *(Ranunculaceae, Umbelliferae, Liliaceae* u. a. m.).

An den Seiten des Blattstiels pflegen eigene Anhängsel in Gestalt von Schüppchen, Blättchen, Wimpern oder Dornen entwickelt zu sein, welche allgemein Nebenblätter (stipulae) heissen. Dort, wo die Nebenblätter mit dem Blatte oder dessen Stiel verbunden sind (Rosa, Potentilla), wird niemand darüber im Zweifel sein, dass sie einen Bestandteil des Blattes selbst darstellen. Aber auch dort, wo sie frei neben dem Blattstiel auf der Achse sitzen, gehören sie dem Blatte selbst an, wie uns diese Sache ein abnormer Fall an der gemeinen Birne (*Pirus communis* — Fig. 270) anschaulich verdeutlicht. An den normalen Blättern sitzen die Nebenblätter *(p—A)* an der Blattstielbasis. Wenn jedoch im Sommer aus den sterilen Trieben ein Achselzweig *(O')* aufwächst, so zeigen sich uns die Nebenblätter an den ersten Blättern dieses Zweiges *(p')* in der Gestalt von Fiedern an der Spreitenbasis. Erst an einem nächsten Blatte *(B')* treten diese Fiedern langsam herab, bis sie endlich an den weiteren Blättern wieder normal an der Blattstielbasis erscheinen.

Eine ähnliche Bedeutung dürften wohl auch die Nebenblätter von *Viburnum Opulus* und *Sambucus nigra* haben, wie schon Lubbock darauf hingewiesen hat. Diesem Autor zufolge sind die Nebenblätter von

Viburnum Opulus nur veränderte, gestielte Drüschen, welche wie Warzen an dem Blattstiel von der Spreite in zwei Reihen herabsteigen. Dem entsprechen ähnliche abnorme Fälle an den Blättern von *Prunus Armeniaca*, welche ebenfalls, wie bekannt, ähnliche kleine Drüsen an den Blattstielen tragen und welche stellenweise in der Tat in nebenblattartige, flache, grüne Anhängsel sich verwandeln. Diesen Fakten gegenüber ist die Ansicht Poulsens (1875), welcher zufolge die drüsigen Nebenblätter der Gattung *Sambucus* Trichomemergenzen sind, durchaus unrichtig. Gleichfalls unrichtig ist die Meinung Fritschs, dass die geteilten Nebenblätter bei *Sambucus* einer grösseren Anzahl von Nebenblättern entsprechen. Dass ursprünglich einfache Nebenblätter sich in mehrere, einander vollkommen gleiche Bestandteile teilen, ist eine verbreitete Erscheinung in verschiedenen Familien und der Fall bei Sambucus bildet also keine Ausnahme.

In einigen Fällen können wir wirklich in Verlegenheit kommen, ob wir die Blättchen an der Blattstielbasis als Nebenblätter oder als unterstes Blättchenpaar des ganzen gefiederten Blattes ansehen sollen. So sitzen bei *Cobaea scandens* (Polemon.) an der Blattbasis zwei verhältnismässig grosse grüne Blättchen, welche sich schon durch ihre Form von den zunächst folgenden Blättchen des ganzen, gefiederten Blattes unterscheiden. In ähnlicher Weise finden wir bei der gemeinen Kartoffel *(Solanum tuberosum)* an der Blattbasis zwei grosse, den übrigen am Blatte ähnliche Blättchen, welche mit ihrem unteren Teile die Achselknospe umfassen, so dass es den Anschein hat, als ob sie aus der Blattachsel hervorwachsen würden. In den beiden angeführten Fällen sind die beschriebenen Blättchen wirklich Nebenblättern ähnlich, deren Funktion (die Achselknospe zu schützen) sie auch versehen. Immerhin sind es nur Blättchen des untersten Paares, was schon daraus hervorgeht, dass in der Familie der *Solanaceen* und *Polemoniaceen* keine Nebenblätter vorkommen.

Auffallend ist auch dieselbe Erscheinung bei dem allgemein verbreiteten *Lotus corniculatus* (Fig. 271). Hier sehen wir an dem Blatte 3 gleiche Blättchen *(a)*, an der Blattbasis aber noch ein Paar andere, welche sich von den übrigen durch ihre Form unterscheiden und Nebenblättern bei anderen und verwandten Gattungen ähnlich werden. Unterhalb dieser Blättchen aber befindet sich ein kurzes, mit einer Drüse abgeschlossenes Zähnchen, welches an den Seiten herabläuft, wie es bei Nebenblättern nicht selten vorkommt. Das sind die eigentlichen, verkümmerten Nebenblätter und die erwähnten Basalblättchen sind nur das unterste Paar des gefiederten Blattes. Bei der verwandten Gattung *Tetragonolobus* verhält es sich aber anders; hier befinden sich an der Basis faktisch zwei grosse, wahre Nebenblätter, welche breit dem Blattstiel angewachsen, nicht gestielt und aller nebenblattartiger Zähne an den Seiten bar sind, indem sie den Stengel seinem ganzen Umfange nach umfassen.

Auch anderwärts noch *(Adenostyles, Sonchus oleraceus)* finden wir, dass die Basalöhrchen nur Basalfiedern des Blattes selbst darstellen. In

Fig. 271. **Lotus corniculatus** als Beispiel der Pseudostipulae (p); s) verkümmerte Stipulae. (Original.)

der Wesenheit und vom morphologischen Standpunkte ist dies allerdings alles gleich, denn die Nebenblätter, von welcher Gestalt immer sie sein mögen, sind doch nur als Bestandteile des Blattes aufzufassen. Nur etwa die Entwicklung kann verschieden sein. Ausserdem muss man auch immer den ganzen Verwandtschaftskreis, wie in demselben die Nebenblätter vorkommen, in Betracht ziehen.

Auch anatomische Umstände beweisen, dass man die Nebenblätter in jedem Falle als Teile des Blattes selbst ansehen muss. De Bary und Colomb haben bereits gefunden, dass das in das Nebenblatt gehende Gefässbündel stets ein Zweig des Gefässbündels ist, welches den Blattstiel durchzieht.

In neuerer Zeit haben Wettstein und Jos. Schiller die Blattfiedern, welche an der Blattbasis die Nebenblätter nachahmen, Pseudostipulae genannt (so bei Lotus, Cobaea, Adenostyles, Chelidonium, Valeriana officinalis, Artemisia vulgaris, Centaurea Scabiosa, Knautia arvensis usw.). Wir haben gegen diese Spezialbezeichnung nichts einzuwenden, denn es wird dadurch nur korrekt angedeutet, dass die Blattfiedern der genannten Pflanzen mit den Nebenblättern nicht identisch sind, was bei Lotus corniculatus, wo neben den Pseudostipulae auch Rudimente wahrer Stipulae vorhanden sind, besonders scharf hervortritt. Entschieden unrichtig aber ist es, wenn Schiller zu den Pseudostipulae auch die den Charakter eines Nebenblattes an sich tragenden Gebilde an den Knospen der Bäume (Fraxinus, Acer, Juglans u. a.), von welchen wir später handeln werden, hinzuzählt. Das sind ja doch entschieden wahre Nebenblätter, da sie sich von den, an den Blattstiel angewachsenen Nebenblättern (z. B. bei der Gattung Rosa) durchaus nicht unterscheiden. Die Stipulae adnatae kommen nicht etwa bloss bei den gefiederten Blättern der Dikotylen, sondern auch anderwärts, ja auch bei den Monokotylen vor.

Die den Nebenblättern zugewiesene biologische Funktion ist sehr mannigfaltig. Am häufigsten schützen die Nebenblätter die nächstliegende Knospe, nämlich die Knospe am Ende der Achse, auf welcher sie selbst stehen, oder die Achselknospe. So sind bei den Cupuliferen, Carpinaceen und Betulaceen alle Knospen in häutige Schuppen eingehüllt, welche Nebenblätter darstellen, bei denen die zugehörige Spreite abortiert hat. Die Endknospe bei *Magnolia, Liriodendron, Ficus* usw. ist von tüten- oder klappenförmigen Nebenblättern eingehüllt. Sobald die Knospen sich entwickeln und die Nebenblätter nicht mehr notwendig werden, fallen diese

als überflüssige Bestandteile ab. Etwas ähnliches sieht man bei *Paronychia*, wo die grossen, trockenhäutigen Nebenblätter nicht nur die Blätter und Blüten einhüllen, sondern zugleich gegen die Insolation schützen. Das strauchartige *Erythroxylon Coca* L. besitzt ein achselständiges, zweikieliges, aus zwei Nebenblättern zusammengewachsenes Nebenblatt, welches die Achselknospe dachartig deckt, auch wenn das eigene Blatt abfällt. In ähnlicher Weise verhält sich der Strauch *Berchemia racemosa*. Hier sind beide Nebenblätter zu einer achselständigen, zweikieligen Schuppe verwachsen, welche gewölbt ist und wie eine Hütte die Achselknospe schützt.

Diese mechanischen Funktionen verrichten bald die Nebenblätter, bald der scheidenförmig an der Basis verbreiterte Blattstiel. In dieser Beziehung hat L u b b o c k bei der Gattung *Helianthemum* auf eine interessante Gegenseitigkeit hingewiesen. Einige Arten nämlich (H. vulgare) besitzen deutliche Nebenblätter, andere (H. oelandicum) aber keine. Die ersteren besitzen indessen einen dünnen, die letzteren einen scheidenförmig verbreiterten Blattstiel.

Einen ähnlichen Fall finden wir bei dem kalifornischen *Adenostoma fasciculatum* H. et A. (Rosac.), welches lineale Blätter in achselständigen Büscheln mit ganz unbedeutenden Rudimenten von Nebenblättern trägt. Das Stützblatt schützt mit seinen breiten, scheidenförmigen Nebenblättern die jungen Büschelblätter, welche infolgedessen keine Nebenblätter entwickeln müssen.

Sehr oft versehen die Nebenblätter die Assimilationsfunktion geradeso wie die Blätter, in welchem Falle sie regelmässig gross und grün sind. Wir kennen ein Beispiel an *Viola tricolor*, wo sie überhaupt dieselbe Gestalt annehmen, welche das Blatt hat. Grosse, grüne Nebenblätter weisen auch *Thomasia rhynchocarpa* Turc., einige Arten von *Cassia, Baptisia* u. a. auf.

Dass Blätter und Nebenblätter die Assimilationsfunktionen gegenseitig austauschen, sehen wir z. B. auch an der amerikanischen *Zornia diphylla* Pers. (Legumin.). Es befinden sich an derselben am unteren Stengelteile gestielte, mit zwei grossen, flachen Blättchen versehene Blätter, welche jedoch nur unbedeutende, häutige Nebenblätter tragen. An den Seitenzweigen aber abortieren die Blätter und an deren Stelle bekommen die Nebenblätter die Form von grossen, grünen Laubblättern (wie bei Lathyrus Aphaca). Dazwischen entwickeln sich auch die Blüten.

Grosse Assimilationsflächen erzielen die grünen Nebenblätter auch dadurch, dass sie breitflügelig an der Achse herablaufen, wie wir dies an der nordamerikanischen *Crotalaria sagittalis* L. (Legumin.) vorfinden. Hier sind am Stengel längliche, einfache Blätter, welche an der Seite des Blattstieles dreieckige, breitflügelig herablaufende Nebenblätter zeigen.

Eine Wechseltätigkeit der Nebenblätter und Blätter finden wir ebenfalls bei den Arten von *Lathyrus*. *L. Nissolia* besitzt einfache, länglich-lineale Blätter, welche an und für sich der Assimilation genügen, während

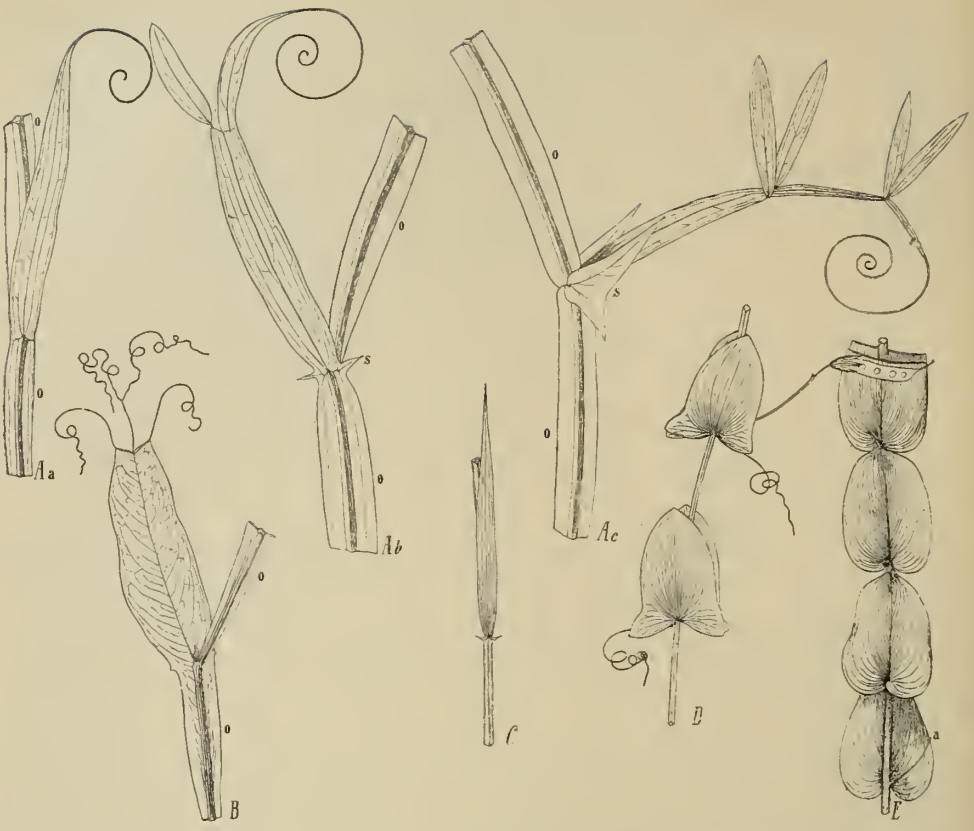


Fig. 272. Phylogenetische Entwicklung der Laub- und Nebenblätter bei der G. **Lathyrus**. A) **L. articulatus**, B) **L. Ochrus**, C) **L. Nissolia**, D) **L. Aphaca**; o) Stengel, s) Stipulae. E) **Cassia compressa** Pohl, a) borstenförmiges Blatt. (Original.)

die Nebenblätter nur als unbedeutende Borsten entwickelt sind. *L. Aphaca* hat grosse (Fig. 272), flache Nebenblätter, während das Blatt selbst sich ganz in eine Ranke umgewandelt hat. Auch bei vielen Arten dieser Gattung laufen die Blätter oder Nebenblätter als breite, grüne Flügel am Stengel herab. An den Arten *L. Ochrus* oder *L. auriculatus* Bert. (Fig. 272) können wir an einer und derselben Pflanze alle Übergänge verfolgen, welche uns veranschaulichen, wie sich aus dem ursprünglich einfachen Blatte die Nebenblätter und die gefiederte Spreite entwickelt haben. Zuerst ist es das einfache Blatt, welches mit einer Ranke endigt und breit am Stengel (*o*) herabläuft. Höher am Stengel (*Ab*) teilen sich bereits die Nebenblätter als Zähnchen ab und aus der flachen Spreite schneidet sich ein Seitenblättchen ab. Noch höher am Stengel (*Ac*) sind bereits vollkommene Nebenblätter und zwei Blattpaare vorhanden.

Dasselbe, was sich bei *Lathyrus Aphaca* vorfindet, kommt auch an den Zweigen des brasilianischen Strauches *Cassia compressa* Pohl vor, nur

Fig. 273. **Melianthus major** L. mit intrapetiolaren, zweinervigen Nebenblättern. (Original.)

dass die Ranke von einer kleinen Borste vertreten wird, in deren Achsel die Knospe sitzt (Fig. 272).

Da die Nebenblätter als zwei Anhängsel an den Seiten des Blattstieles entstanden sind, so ist es natürlich, dass die Urform aller Nebenblätter zwei freie Blättchen darstellt. Diese können aber durch Verwachsung untereinander und mit dem Blatte, eventuell mit dem Blattstiel, dann durch ihre Lage die mannigfaltigsten Gestaltungen annehmen. Auch in der nächsten Verwandtschaft begegnen wir verschiedenartigen Variationen, welche sich allerdings durch die vergleichende Methode leicht lösen lassen. So sind z. B. bei der gemeinen *Urtica urens* zwei freie, häutige Nebenblätter an den Seiten des Blattstieles zu sehen, während bei *Humulus* dieselben untereinander derart verwachsen, dass sie bloss zwei grosse Nebenblätter bilden, welche zwischen den beiden gegenständigen Blattstielen stehen und diese, sowie die Blattspreiten in der Jugend von aussen decken. Bei der verwandten Gattung *Pilea* (*P. grandis* z. B.) sehen wir zwei ähnlich grosse, membranartige Nebenblätter, welche aber in den Achseln (!) der gegenständigen Blätter sitzen. Sie entstanden ursprünglich gleichfalls aus vier Nebenblättern, wovon je zwei und zwei zu demselben Blatte gehörige zusammenwuchsen. Ähnlich verhält es sich bei der verwandten Familie der *Artocarpeen*, wo wir z. B. bei den Gattungen *Artocarpus* und *Morus*, dann bei der Art *Ficus Carica* zwei freistehende, das junge Blatt deckende Nebenblätter an den Seiten des Blattstiels finden. Der bekannte *Ficus elastica* hat aber an der Aussenseite Nebenblätter, welche zu einer grossen Spatha zusammenwachsen, welche mit dem Rücken dem Blattstiel gegenübersteht.

Fig. 274. Verschiedene Nebenblattformen. A) **Chasalia coffeoides** Cand., die manschettenförmigen Stipeln (s) umwandeln sich an den Hochblättern in 4 selbständige Zipfel, B) **Psychotria** sp., C) **Nonatelia panamensis** Cand., die 4 Stipularzipfel (a) verschmelzen unten becherartig (s), b) intrastipuläre Trichome, D) **Guettardia acutifolia** Bart., E) **Gardenia florida**, F) hiezu Diagramm, G) **Opercularia aspera** Gaertn., H) **Cunonia capensis** L., s) Stipulae, a) gefiederte Blätter, o') achselständige Blütenstände, J) **Pseudanthus pimeloides** Sieb., K) **Logania latifolia** R. Br., L) **Diodia rigida** Ch. Sch., s) becherförmige Stipeln, welche sich am Rande in Borsten auflösen (t), a) gegenständige, dem Becher angewachsene Blätter. (Original.)

Das gleiche Verhältnis herrscht bei den Gattungen *Magnolia* und *Liriodendron;* bei der ersteren wachsen die Nebenblätter zu einer einzigen Spatha zusammen, welche in der Blattstielachsel das nächste junge Blatt einhüllt.*) *Melianthus major* L. hat beide Nebenblätter zu einer grossen, intrapetiolaren Scheide zusammengewachsen (Fig. 273 *s*), welche jedoch ihren Ursprung aus zwei Nebenblättern noch durch zwei starke, seitliche Nerven verrät. Übrigens haben *M. minor* L. und andere noch beide Nebenblätter untereinander frei! Gerade so verhält es sich mit den Nebenblättern von *Cecropia*. Ähnlicher Beispiele liessen sich endlich noch mehrere anführen.

Wie wir schon bemerkt haben, ist die ursprüngliche Lage der Nebenblätter eine seitliche, allein diese Lage verändert sich unter verschiedenen biologischen Verhältnissen auch in derselben Verwandtschaft. In der

*) Übrigens besitzt die Spatha der Magnolia zwei Einschnitte, in welchen sie sich tatsächlich später in zwei Hälften zerreisst, was am besten bezeugt, woraus das ganze Gebilde entstanden ist.

Familie der *Malvaceen* decken die Nebenblätter insgesamt äusserlich den Blattstiel und das Blatt, ähnlich ist dies der Fall bei den grossen Nebenblättern der Gattung *Hermannia* (Stercul.). Auch bei der Gattung *Phyllanthus* umfassen die Nebenblätter von aussen die Basis des Blattstieles. Bei dem australischen Strauche *Pseudanthus pimeloides* Sieb. (Euphorb.) umfassen zwei häutige Nebenblätter von hinten die Blattbasis und laufen dieselben mit häutigen, flügelartigen Spuren am Zweige herab (Fig. 274 *F*). Die häutigen, äusserlich zusammengewachsenen Nebenblätter der Gattung *Ricinus* hüllen, wie bei Ficus, das nachfolgende junge Blatt ein. Auch bei den Arten der Gattung *Astragalus* verwachsen die zwei häutigen Nebenblätter äusserlich, worauf sie dem Blattstiel gegenübergestellt sind. Das gerade Gegenteil ist bei *Pultenaea stipularis* Sm. (Legumin.) vorhanden. Ihre häutigen, langen und geteilten Nebenblätter wachsen an der Vorderseite zusammen und stehen in der Achsel des linealen Blattes. Am sonderbarsten verhält sich in dieser Beziehung der kapländische Baum *Cunonia capensis* L. (Fig. 274 *H*). Hier haben die Nebenblätter *(s)* die Gestalt von zwei lederartigen, flachen Klappen, welche die Endknospe des Zweiges vollkommen decken. Wenn sich die zwei gegenständigen Blätter *(a)* entwickeln, so sehen wir, dass die Nebenblätter hinter den Blattstielen standen und bloss an der Basis beiderseits zusammengewachsen waren.

Morphologisch und biologisch sehr mannigfaltige Verhältnisse sind aber bei den Nebenblättern in der grossen Familie der *Rubiaceen* zu verfolgen, welche durch ihre unzähligen baumartigen Arten in den Tropen und durch ihre krautartigen Typen in der gemässigten Zone vertreten sind. Sehen wir uns vorerst die exotischen Vertreter dieser Familie an. Bei vielen finden wir in der Tat die ursprüngliche Nebenblattform, d. h. zwei freistehende Nebenblätter an den Seiten der gegenständigen Blätter — also je zwei interpetiolare Nebenblätter. Aber bei vielen Arten beginnen die beiden interpetiolaren Nebenblätter zusammenzuwachsen, wie wir dies an der australischen *Opercularia aspera* Gaert. (Fig. 274 *G*) erblicken, wo sie schon an der Basis sowohl untereinander als auch mit dem Rande des Blattstieles schwach zusammenwachsen. Der Fälle sodann, wo je zwei gänzlich zu einer interpetiolaren Schuppe zusammenfliessen, gibt es eine ganze Reihe. Diese zwei interpetiolaren Schuppen wachsen nun entweder mit dem Blattstiel zu einem Ganzen zusammen, oder (und dies geschieht häufiger) auch untereinander derart, dass sie in der Achsel des Blattstieles eine, die Achse rings umfassende Manschette bilden. Dass sie aus den ursprünglichen vier Nebenblättern entstanden sind, ist zuweilen an den vier Zähnen oder Borsten schön zu sehen, welche zu je zwei an der Manschette zwischen den Blättern (Chasalia coffeoides Cand. — St. Mauritius, Nonatelia panamensis Cand., Fig. 274 *A*) stehen und in welche auch vier Nerven hineinlaufen. Bei *Catasbaea parviflora* Sw. (Portorico — Fig. 405) ist zwar die interpetiolare Schuppe auch nebenblattartig und durch einen einzigen Zipfel abgeschlossen, aber in diesem Zipfel

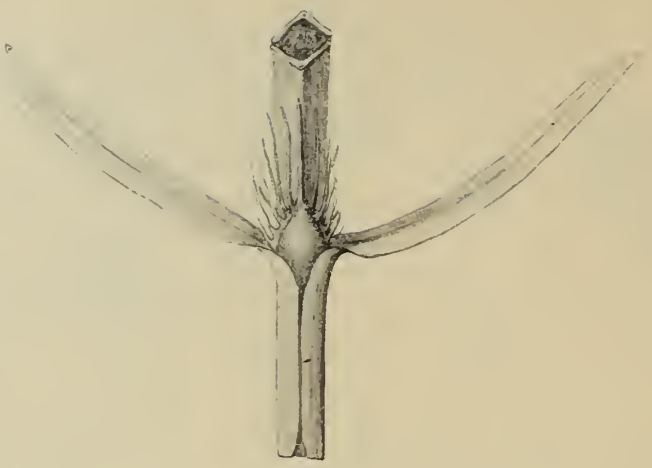


Fig. 275. Nebenblattbildung von **Hedyotis articularis.** (Original.)

laufen zwei Nerven zusammen, welche die ursprünglichen zwei Nebenblätter andeuten. Zwischen beiden Nerven befindet sich eine so zarte Membran, dass dieselbe frühzeitig zerreisst und wenn die Pflanze zur vollen Entwicklung gelangt ist, so befinden sich tatsächlich zwischen den Blattstielen abermals zwei Nebenblätter, wie sie ursprünglich phylogenetisch da waren! Ähnliche Nebenblätter zeigt auch *Serissa foetida*, wo aber zwischen den Blattstielen stets 3 Borsten und 4 Nerven vorhanden sind, von welch' letzteren zwei in die Mittelborste hineinlaufen und zwischen denen dann das Nebenblatt aufreisst.

Bei der oben genannten *Chasalia* verkürzt sich an demselben Zweige an den oberen Gliedern unter dem Blütenstande die Manschette fortschreitend und die Blätter verwandeln sich in kleine Hochblätter. Diese Hochblätter hängen an den Seiten mit zwei, zwischen den Blattstielen bereits ganz voneinander getrennten Nebenblattzähnchen zusammen (*s'''*). Auf diese Weise hat sich die hohe Manschette in die ursprünglichen 4 Nebenblätter umgewandelt.

Anderwärts finden wir aber an den interpetiolaren Nebenblättern nur eine einzige mit einem Zipfel und einem einzigen Mittelnerven versehene Schuppe (Psychotria, Ixora, Coffea, Cinchona u. a., Fig. 274 *B*). Beim Anblicke dieser Gestaltung würden uns die ursprünglichen 4 Nebenblätter nicht einmal in den Sinn kommen können, denn, da diese interpetiolaren Zipfel aus zwei einnervigen Zipfeln entstanden sind, so würde man vielmehr einen zweinervigen Zipfel erwarten. Hier sehen wir am besten, wie variabel die anatomischen Verhältnisse sind und wie sehr sie den morphologischen Verhältnissen widersprechen.

Aber die Umwandlungen der Nebenblattmanschette gehen noch weiter; so zerteilt sich die Manschette nicht bloss in 4, sondern in eine

grössere Anzahl von Zipfeln und Borsten (Mitrocaryum, Richardsonia, Crusea, Diodia u. a. — Fig. 274 *L*), ja diese Manschetten können sich in einen ganzen Kranz freistehender Wimpern auflösen.

Bei *Spermacoce tenuis* (Fig. 18, Taf. III) haben die Nebenblätter ein sonderbares Organ erzeugt. Es sind hier zwei interpetiolare Zipfel vorhanden, welche zwar häutig, aber an den Rändern hart und derb sind, mit einem starken Randnerv versehen, aus welchem lange Borsten emporwachsen. Aus dem Rande des letzteren laufen aber noch bis auf den Stengel zwei breite Flügel herab, welche gleichfalls bewimpert sind. Noch zusammengesetzter ist dieser Apparat bei der in Brasilien einheimischen *Hedyotis articularis* (Fig. 275). Hier ist die interpetiolare Schuppe deutlich von dem inneren, in Wimpern geteilten Kamme abgesondert und sie selbst läuft am Stengel hinab, einen ungeteilten, geflügelten Rand bildend. In den beiden genannten Fällen entstand aus den ursprünglichen 4 Nebenblättern ein ganz anderes, zusammengesetztes (offenbar einer besonderen biologischen Funktion angepasstes) Organ, welches uns gewiss unbegreiflich sein würde, wenn nicht so viele Übergangsformen bei anderen Gattungen vorhanden wären. Wir können daraus zugleich die Lehre ziehen, wie leicht in der Natur neue komplizierte Organe aus sehr einfachen Formen entstehen. In anderen Fällen kann es ebenso sein, wie in den von uns zuletzt erwähnten Beispielen, wenn uns jedoch die Übergänge fehlen, so nehmen wir manchmal unsere Zuflucht zu den abenteuerlichsten Theorien, um für die fragliche Form eine Lösung zu finden.

Mit dem Gesagten haben wir die Variation der Nebenblätter bei den Rubiaceen noch nicht erschöpft. Einen sonderbaren Fall haben wir noch bei der beliebten *Gardenia florida* (Ostindien). Hier verwachsen die Nebenblätter zu einer häutigen, die Achse rings umgebenden Scheide (Fig. 274 *E*). Diese Scheide ist aber mit einem Rückennerv zwischen beiden Blättern versehen und auf der andern Seite, abermals zwischen den Blättern, mehr oder weniger tief geschlitzt, wie es uns das beigefügte Diagramm anschaulich erläutert.

Einige baumartige Rubiaceen (Peru, Mexiko) mit in abwechselnden Jahresperioden abfallenden Blättern, tragen in lederartige Schuppen eingehüllte, ausruhende Knospen, welche, wie bei den Kupuliferen, Nebenblätter sind.

Die Nebenblätter unserer europäischen *Galieen*, namentlich der Gattungen *Galium* und *Asperula* nehmen wieder eine andere Gestaltung an, als wir dieselbe bisher kennen zu lernen Gelegenheit hatten. Hier finden wir an den Stengeln wirkliche Quirle gleich grosser, gleich grüner, linealer Blätter und dies in verschiedener Anzahl (4—12). Über die Bedeutung dieser Blätter sind bereits verschiedene Ansichten ausgesprochen worden; im ganzen stimmt aber — schon von De Candolle angefangen — die Mehrzahl der Autoren darin überein, dass diese Quirle zwei gegenständigen Blättern und vier interpetiolaren Nebenblättern entsprechen,

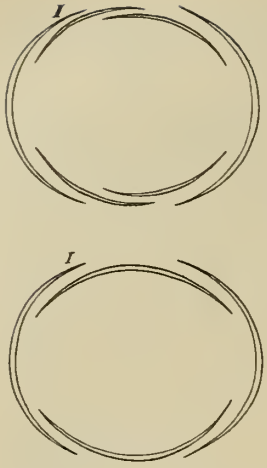


Fig. 276. **Asperula odorata**. Die Stellung der nach den Kotylen folgenden zwei Blattquirle. (Original.)

welch' letztere sich noch in, den grünen Blättern vollkommen ähnliche Blättchen geteilt haben. Auch wenn wir auf die, diese Ansicht ebenfalls unterstützende Entwicklung der Blätter in den Quirlen der Gattungen Galium und Asperula keine Rücksicht nehmen, so haben wir für die oben angeführte Erklärung in kurzer Übersicht folgende Gründe:

1. In der Familie der Rubiaceen fehlen die Nebenblätter nirgends, es wäre demnach sonderbar, dass sie gerade bei Galium und Asperula nicht entwickelt sein sollten (wenn wir nämlich alle quirlständigen Blätter als selbständige Blätter ansehen wollten). Ja auch in der Unterfamilie Galieae gibt es Gattungen mit zwei gegenständigen Blättern nebst interpetiolaren Nebenblättern (Putoria).

2. Die Gattung *Gaillonia* hat alle Übergänge zwischen zwei gegenständigen, einfachen Blättern und interpetiolaren Blättchen, welche stellenweise auch an der Basis aus der Nebenblattscheide heraustreten. Dieser Grund allein würde eigentlich für die Deutung der Blattquirle der Galieen schon genügen.

3. Die schon früher beschriebenen Gattungen, deren Nebenblattmanschette sich in eine unbestimmte Anzahl von Blättchen oder Borsten teilt, erinnert gut an die Teilung der Nebenblätter bei den Galieen.

4. An einer und derselben Pflanze der Gattungen Galium und Asperula verwandeln sich mehrzählige Quirle im Blütenstande in zwei gegenständige Blätter.

5. In den Quirlen von Galium und Asperula tragen nur zwei gegenständige Blätter in der Achsel Knospen, die übrigen sind in der Regel steril.*)

6. Wenn der Stengel nicht stielrund ist, so ist er stets vierkantig, wie dies bei Stengeln mit gegenständigen Blättern der Fall zu sein pflegt.

7. Auch die Entwicklung der Keimpflanze unterstützt diese Ansicht. Nach dem Kotyledonenpaar (z. B. bei *Asperula odorata*, Fig. 276) folgt ein bloss vierzähliger Quirl, in welchem jedoch deutlich zwei kleinere innere Nebenblätter (I) von zwei gegenständigen Blättern gedeckt werden.

---

*) Die Angabe Wydlers, dass manchmal auch in der Achsel der anderen Quirlblätter von Galium eine Knospe zum Vorschein kommt, konnte ich ebensowenig bestätigt finden, wie andere Forscher. Auch das, was Schumann anführt, nämlich, dass bei der Gattung *Damnacanthus* die Achsendornen aus den Achseln der interpetiolaren Stipulae herauswachsen, muss man mit Zweifel aufnehmen. Die Sache verdiente, noch näher untersucht zu werden. Ich selbst habe die Pflanze nicht zur Disposition, um sie einer Untersuchung unterziehen zu können.

In dem nachfolgenden Quirl befinden sich schon 6 Blätter (II), es werden jedoch abermals von den zwei gegenständigen die 4 inneren gedeckt, welche durch Zweiteilung entstanden sind. Bei *Galium silvaticum* haben wir ähnliche Verhältnisse, denn auch hier findet man auf der heurigen Keimpflanze durchweg nur vierzählige Quirle, ja ich habe Fälle gefunden, wo nach dem Keimblattpaar ausschliesslich nur abwechselnde Blattpaare folgten. Im nächstfolgenden Jahre stirbt aber das aufgekeimte Stengelchen ab und aus den Achseln der vorjährigen Keimblätter (!) treiben zwei definitive, stattliche Stengel, welche dann durchweg bloss gewöhnliche, mehrblättrige Quirle tragen.

Alle diese Gründe sprechen über die Bedeutung der Quirle bei den Galieen laut und überzeugend. Man muss sich deshalb wundern, dass Schumann behauptet, es fehle bisher ein direkter Beweis für die oben ausgesprochene Ansicht.

Sehr interessant ist die Gattung *Bouwardia* aus der Familie der Rubiaceen, an deren krautigen Stengeln sich 3—6zählige, aus flachen, linealen Blättern zusammengesetzte Quirle befinden (B. triphylla Slsb., B. obovata H. B. K.), infolgedessen machen die Stengel denselben Eindruck, wie die Stengel von Asperula. Wir sehen aber an den genannten Bouwardien, dass zwischen den Blattstielen dreieckige, häutige Nebenblätter entstehen und in der Achsel eines jeden (!) Blattes eine in gleicher Weise entwickelte Knospe hervorkommt. Auch dieser Fall ist ein indirekter Beleg dafür, dass die anscheinend ähnlichen Blattquirle der Gattung Asperula etwas anderes sind als bei der Gattung Bouwardia.

Die manschettförmigen, interpetiolaren Nebenblätter sind auch in anderen Familien eine häufige Erscheinung. So kommen dieselben zahlreich in der Familie der *Loganiaceen* (Fig. 274. *K*) vor. An der hier vorkommenden Stipularmanschette sehen wir aber weder Zipfel noch Nerven, so dass von vielen Autoren die Vermutung ausgesprochen wurde, dass dies nur eine wallförmige Achsenemergenz aus der Achsel beider gegenständiger Blätter sei. Ich habe keine vergleichenden Beobachtungen zur Hand, um hier ein Urteil zu fällen, bezweifle jedoch die Richtigkeit der eben angeführten Auslegung, da wir nirgendwo anderwärts ähnliche Emergenzen vorfinden.

Übrigens kommen schon bei den Gymnospermen, nämlich bei der Gattung *Gnetum*, deutliche, interpetiolare, ganzrandige, steife, niedrige Manschetten vor, welche die junge Knospe am Sprossende decken und schützen. Durch dieses Merkmal unterscheidet sich abermals die Gattung *Gnetum* von allen anderen Gymnospermen, wodurch wieder die Beziehungen zu den Angiospermen hervorleuchten.

In anderen Familien kommen aber noch andere Nebenblattmodifikationen, als wir solche bisher kennen zu lernen Gelegenheit hatten, vor. So zeigen die Nebenblätter der Familie der *Polygonaceen* eine durchaus eigentümliche Form. Sie werden hier allgemein Tuten (Ochreae) genannt.

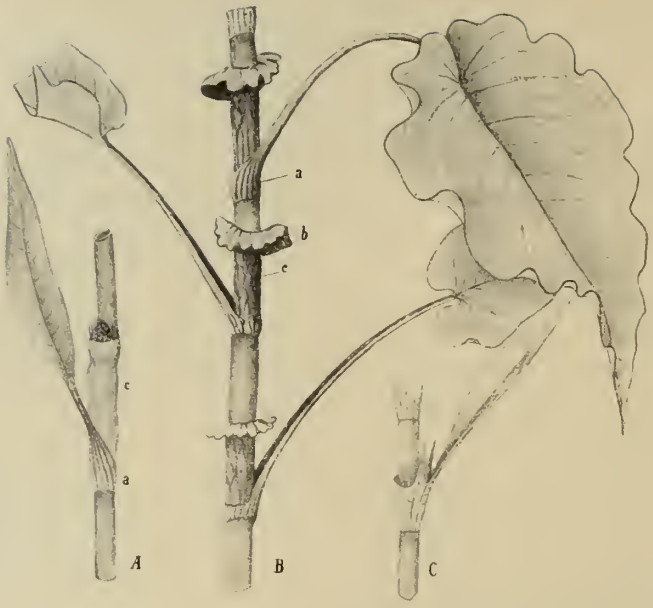
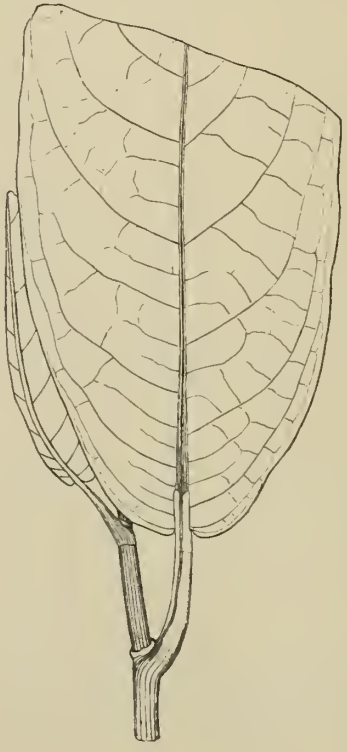


Fig. 277. Ochreabildungen bei den Polygonaceen. A) **Polygonum Hydropiper**, B) **Polygonum** sp. (Java) mit kragenförmigem Rande (b) an der Ochrea (c), C) **Oxygonum Dregeanum, Symmeria paniculata** (unten). (Original.)



Hier verbreitert sich nämlich bei einigen Gattungen (Rumex, Polygonum etc.) der Blattstiel an der Basis zu einer, ringsum geschlossenen und häufig hoch über die Insertion als häutige, reichlich aderige Röhre hinaufgezogenen Scheide. Der Rand der Ochrea ist häufig von Wimpern in verschiedener Anzahl gekränzt. Bei einer Art von Polygonum, deren Samen ich von Java erhalten habe, erweitert sich die Ochrea am Ende zu einem breiten, grünen, krautartigen Kragen (Fig. 277), welcher an der Blattstielseite ein wenig ausgeschnitten ist. Bei *Coccoloba paraguayensis* Lind. ist im Gegenteile diese Tute überaus zart, häutig und an die Achse so knapp angeklebt, dass sie fast gar nicht unterschieden werden kann. Nur an der Basis, wenn sich eine neue Achselknospe bildet, durchbricht die Knospe diesen Basalteil der Ochrea.

Vom morphologischen Standpunkte ist kein Zweifel darüber, dass die Ochreen nur umgewandelte Stipulargebilde vorstellen, denn wir finden z. B. bei der Art *Oxygonum Dregeanum* Meisn. (Natal) am unteren Stengelteile Ochreen wie bei Polygonum, aber an den Blütenzweigen verkürzt sich die Ochrea zu einem kurzen Becher, welcher in zwei deutliche, seitwärts des Blattstiels gestellte Nebenblätter übergeht. Hier verbreitern sich also an den Seiten (!) die Nebenblätter zu einem häutigen, umfassenden Rand (Fig. 277). Auch die brasilianische *Symmeria paniculata* Bth. besitzt sonderbar veränderte Ochreen (Fig. 277). Hier verbreitert sich der Blattstiel scheidenförmig, indem er mit einer ganz niedrigen, aber rings nicht zusammengewachsenen Scheide den Stengel an der Basis umfasst. Die flügeligen Ränder des Blattstieles übergehen aber noch in die Spreite, wo sie längs der Mittelrippe an der Oberseite zwei Öhrchen bilden. Auch hier sehen wir also, dass es im vorliegenden Falle keine Ligula gibt, sondern nur einen flügelförmig verbreiterten Blattstiel und dessen Nebenblätter. Bei der Gattung *Eriogonum* endlich sind nur an der Basis bedeutend verbreiterte Blattstiele ohne Ochreen und Stipulae wahrzunehmen.

Auch *Caltha palustris* entwickelt eine scheidenförmige, ringsum geschlossene Achsenstipula, welche (in der Jugend) ungewöhnlich zarthäutig ist und sowohl die End- als auch die Achselknospe deckt, wobei sie reichlich eine gallertartige Substanz ausscheidet. Goebel führt die Entwicklung eben dieses nebenblattartigen Gebildes bei Caltha als Beleg dafür an, dass es sich im ganzen entwickelt und dass wir kein Recht haben vorauszusetzen, es sei aus zwei freistehenden Nebenblättern entstanden. Wir betrachten eben diesen Fall als ein Argument für das gerade Gegenteil der Ansicht Goebels, da wir schön sehen, wie hier aus zwei freistehenden Nebenblättern die scheidenförmige, ein Ganzes bildende, intrapetiolare Stipula entstanden ist, denn wenn wir Calthen von verschiedenen Standorten untersuchen, so werden wir bald Exemplare finden, welche an den Seiten zwei häutige, dreieckige Stipulae zeigen, die sich an anderen Exemplaren an der Basis verbreitern, bis sie an der anderen Seite zusammenwachsen. Gleichzeitig schieben sich die Vorderränder vor den Blattstiel, wo sie sich verbinden und so allmählich eine, ein Ganzes dar-

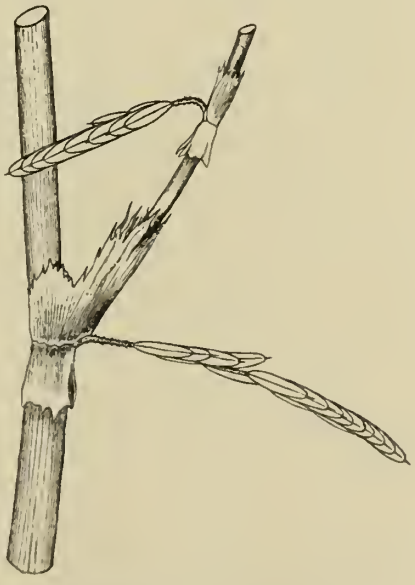


Fig. 278. Aeschiomene Wilmsii Harms. Nebenblätter mit spornartigem Anhängsel. (Original.)

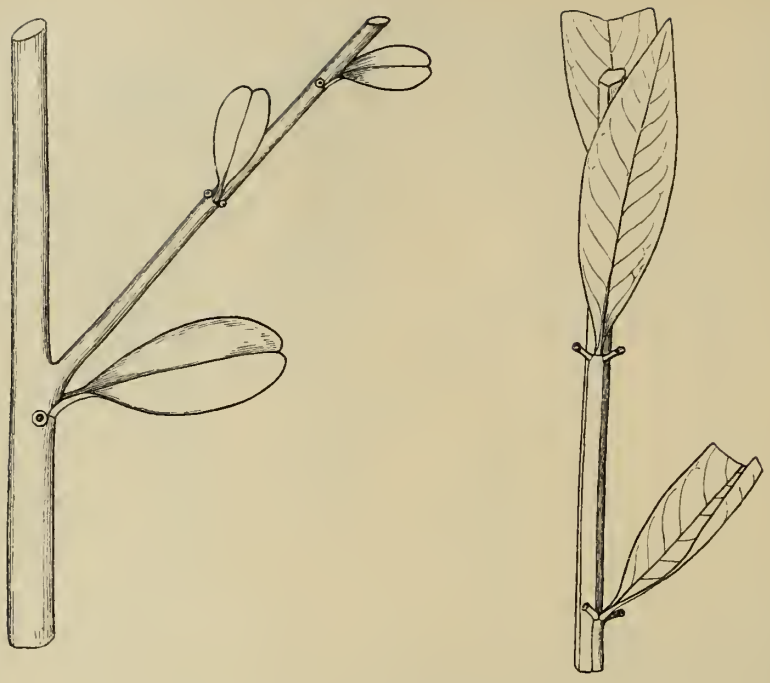


Fig. 279. **Polygala lanceolata** S. Hil. (links), **Securidaca virgata** Sw. (rechts). Drüsenartig umgewandelte Nebenblätter. (Original.)

stellende, scheidenförmige Stipula bilden. Übrigens werden wir eine ähnliche Entstehung der Achsenligula auch noch bei den Monokotylen sehen.

Hier aber haben wir einen kostbaren Beleg dafür, wohin das ontogenetische Studium führt! Nichts vergleichen, sondern jeden einzelnen Fall ad hoc beschreiben und dann daraus ohne weiters kühne Schlüsse ziehen!*)

Ganz sonderbar gestaltete Nebenblätter besitzt auch *Aeschiomene Wilmsii* Harms. (Transvaal — Legumin.). Der Blattstiel der einfach gefiederten Blätter trägt an der Basis beiderseits grosse, trockenhäutige Nebenblätter, welche aber unterhalb der Insertion ein grosses, an die Stengel sich legendes Anhängsel zeigen (Fig. 278). Dieses Gebilde erinnert an die Involucralbracteen unter dem Blütenstande der Gattung Armeria.

Die nebenblattartigen Gebilde der Gattung *Gunnera* (Halorrhag.) sind sonderbaren Charakters und da ich selbst nicht Gelegenheit gehabt habe, lebendes Material der verschiedenen Arten zu untersuchen und die Angaben der Autoren nicht genügend deutlich und übereinstimmend sind (siehe Goebel, Schindler, Petersen), so kann ich bisher über deren Bedeutung kein definitives Urteil abgeben. Bei den grossen Arten (G. mani-

*) Goebel behauptet auch, dass bei den Ranunculaceen ohnedies nirgends zwei Seitenstipulae entwickelt seien! Wir verweisen Herrn Goebel auf Isopyrum thalictroides, wo er so schöne Stipulae finden wird, wie man sie sich nur wünschen kann.

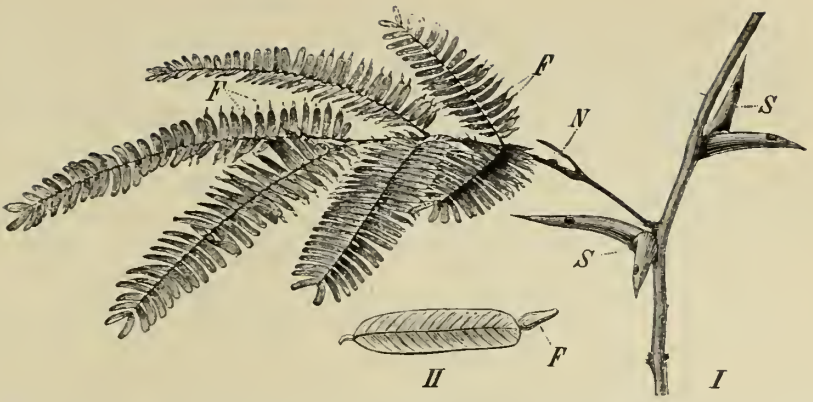


Fig. 280. **Acacia sphaerocephala.** S) Verdornte Nebenblätter, welche als Wohnsitze den Ameisen dienen, N) Nektarium, F) Belt'sche Körperchen.

cata, scabra u. a.) befinden sich in den Achseln der riesigen Blätter zahlreiche rote, grosse, geteilte, mit starken Längsnerven versehene Schuppen, welche an die Spreuschuppen der Farne erinnern. Sie wachsen nicht nur in den Blattachseln, sondern auch ausserhalb derselben und hintereinander (keineswegs in einer Reihe), indem sie den jungen Achselscheitel decken und gewöhnlich mittels eines Schleimes zusammengeklebt sind. Dieser Schleim wird von knopfförmigen, unregelmässig zwischen den Spreuschuppen gestellten Drüsen produziert. Bei *G. plicata* Vahl. konnte ich an getrocknetem Material einfache, einzelnstehende, grosse, scariöse Schuppen in der Blattstielachsel beobachten. Bei *G. magellanica* zeichnet Schindler zwei Schuppen, welche das junge Blatt klappig einhüllen. Diesen Umständen gemäss hat es fast den Anschein, als ob es sich hier nicht um Nebenblätter, sondern um Trichomgebilde handeln würde, welche an der Achse zwischen den Blättern in verschiedener Stellung erscheinen.

So, wie die Blätter selbst, können sich auch die Nebenblätter nach Umständen in verschiedene Organe umwandeln, denen besondere Funktionen zugewiesen sind. Bei der gewöhnlichen *Vicia sepium* verwandeln sie sich in extraflorale Nektarien, welche namentlich von den Ameisen besucht zu werden pflegen. Bei den exotischen Arten der Gattung *Polygala* (*P. virgata* Sw., Fig. 279) haben sich die Nebenblätter in eine kugelige Warze verwandelt, welche vertieft ist und als Drüse fungiert. Andere Arten (P. lanceolata S. Hil., grandifolia, ligustroides, salicina u. a.) tragen an den Seiten der Blattstielbasen harte, runde, gleichfalls mit einer drüsigen Vertiefung endigende Hörnchen (Fig. 279).

Ganz sonderbare Formen haben die Nebenblätter der am Cap einheimischen *Belonites succulenta* E. M. (Apocynac.) angenommen; hier schwoll das ganze Blattpolsterchen zu einem eigenen Höcker an und verhärtete dasselbe. Zugleich endet es an den Seiten in lange, verdornte Nebenblätter (manchmal gibt es auch an der Innenseite 1—2 Dornen),

zwischen welchen sich eine tiefe Aushöhlung befindet, aus der das eigentliche Blatt hervortritt (Fig. 9, Taf. IV). Fast dieselbe Gestalt weisen die Nebenblätter des westindischen *Antherylium Bohrii* Vahl (Lythrac.) auf.

Eine eigentümliche Funktion und Form erhalten die Nebenblätter des nordamerikanischen Strauches *Ceanothus verrucosa* (Rhamnac.). Sie sitzen hier an den Seiten des Blattstiels als zwei schwarze, grosse, massive, eiförmige Kegel, welche (am trockenen Material) eine rote, körnige Pulpa enthalten. Ich vermute, dass dies wichtige Sekretionsorgane sind.

Die verbreitetste Metamorphose der Nebenblätter ist die Verdornung. Neben dem bekannten Beispiele an *Robinia Pseudacacia* gibt es eine ganze Reihe von Bäumen und Sträuchen, welche ihre Nebenblätter in feste Dornen verwandelt haben (*Seguiera floribunda* Bth., *Capparis*, *Paliurus*, succulente Euphorbien u. a.). *Pterolobium lacerans* R. Br. (Legumin. — Afrika) besitzt nicht nur die Nebenblätter, sondern auch die Stipellen an dem Blatte verdornt.

Die wüstenbewohnende *Fagonia arabica* trägt an den Seiten des Blattstiels zwei lange Dornen — also vier im Quirl — weil die Blätter gegenständig sind. Das Blatt abortiert fast durchweg vollständig, so dass die ganze verzweigte Pflanze von grünen, scharfen Nebenblattdornen bedeckt ist.

Zu grosser Bedeutung gelangten die Nebenblattdornen in der Gattung *Acacia*, wo sie sich bei einigen Arten in stattliche, einige *cm* lange Stecher verwandelt haben, wodurch der Baum oder Strauch fast unzugänglich wird (A. verrucigera Lhf., A. horrida W. u. a.). Die Steppengegenden Afrikas werden durch dergleichen Akazienbestände meilenweit unbetretbar. Die Arten *A. cornigera* und *A. sphaerocephala* tragen gleichfalls dicken Hörnern ähnliche, hohle Nebenblätter, in welche unterhalb des Endes eine kleine Öffnung hineinführt (Fig. 280). In diesen Höhlungen wohnen Ameisen (Belt, Delpino). An den Blättchenenden des gefiederten Blattes bilden sich (wie bei der Cecropia) kleine Körper (Belt'sche Körper), welche viel Nahrungsstoff enthalten und leicht abfallen. Es ist dies das Futter für die in den Nebenblättern lebenden Ameisen, welches ihnen von der Pflanze selbst zubereitet wird, wofür sie von den beissenden und kampfbereiten Ameisen gegen andere Insekten, welche die Blätter abfressen wollten, geschützt werden. Die Belt'schen Körperchen haben den Charakter von Drüsen oder Emergenzorganen. Auch die Säfte aus den Sekretionsdrüsen an den Blättern liefern den Ameisen Nahrung.

Die Nebenblätter einiger Arten der Gattung *Fagraea* (Loganiac.) verwandeln sich in schlauchförmige, hohle Anhängsel beiderseits des Blattstieles, in welchen ebenfalls Ameisen siedeln (s. Burck, Annal. de Buitenz. X). Auch bei *Pterospermum javanicum* fand Raciborski eines der beiden Nebenblätter in ein Becherchen verwandelt, in dessen Höhlung sich kleine Körper bilden, welche die Ameisen abbeissen und wegtragen.

Wie wir an den Seiten des Blattstieles Nebenblätter entwickelt vorfinden, so kommen auch bei vielen gefiederten Blättern an der Basis der Blättchen und Blattabschnitten ähnliche Organe vor, welche Nebenblättchen oder Stipellen genannt worden sind. So sind dieselben bekannt und sehr hervortretend entwickelt bei *Thalictrum aquilegifolium* (Fig. 281), wo sie unter den Hauptabschnitten zu je 4 (zwei und zwei unter jedem Blattästchen) und unterhalb der Fiedern höherer Grade bloss zu je 2 sitzen. Sie sind scariös, breit, überhaupt in jeder Beziehung den an den Seiten des Hauptblattstieles am Stengel sitzenden Nebenblättern ähnlich. Eine allgemeine Erscheinung sind sie auch an den Fiederblättern der

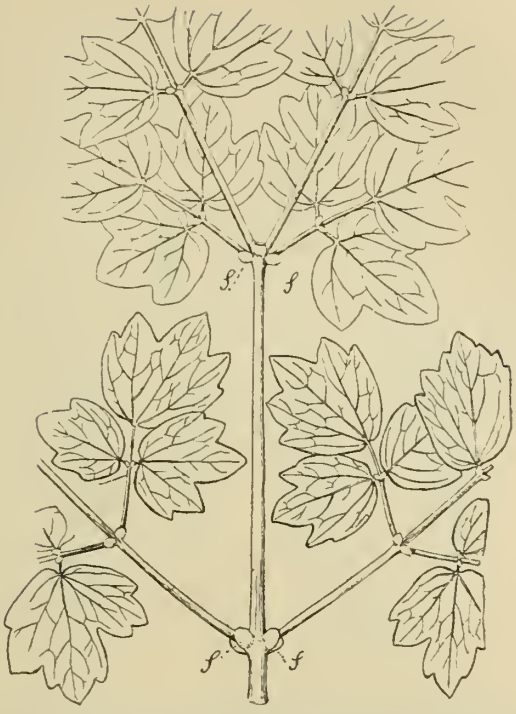


Fig. 281. **Thalictrum aquilegifolium** L. Blattpartie mit Stipellen (S). (Nach Goebel.)

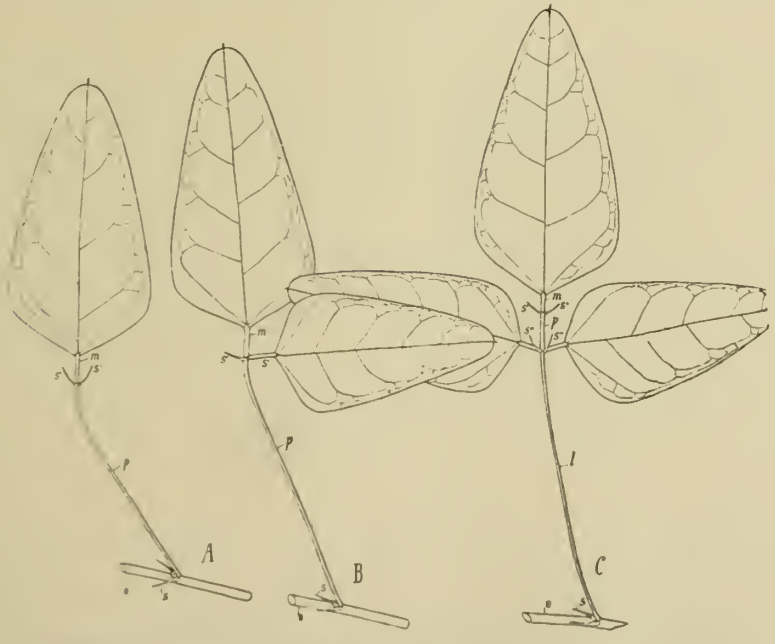


Fig. 282. **Desmodium spirale.** o) Stengel, s) Stipulae, p) Blattstiel, s') Stipellen, l) Blattstiel, s'') Stipellen. (Original.)

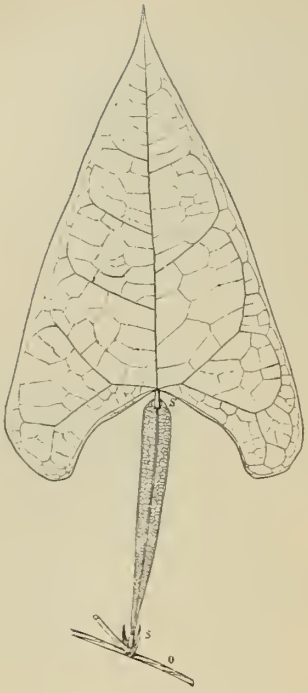


Fig. 283. **Centrosoma hastatum.** Die Stipellen (s') laufen am Blattstiele flügelartig herab, o) Stengel, s) Stipulae. (Original.)

Leguminosen (Robinia, bei allen Phaseoleen usw.). Hier haben sie stets die Gestalt steifer Borsten, welche zu je 2 überall dort sitzen, wo sich das Blatt in Blättchen teilt (Fig. 282). Goebel ist bei dieser Gelegenheit in Ungewissheit darüber, ob hier die borstenförmigen Stipellen als Nebenblattgebilde oder als reduzierte Fiedern des Fiederblattes angesehen werden sollen, weil häufig statt der Stipelle ein flaches, grünes Blatt entwickelt ist. Goebel hat allerdings darin recht, dass sich bei den Leguminosen die Stipellen manchmal in flache Blättchen umwandeln, was man leicht an der gemeinen Akazie (Robinie) beobachten kann. Hieraus folgt aber durchaus nicht, dass die erwähnten Stipellen wahre Blätter sind, denn sie haben dieselbe Stellung und Gestalt wie die Nebenblätter an dem Hauptblattstiel.

Die Sache verhält sich jedoch anders, wenigstens darf sie nicht gleich verallgemeinert werden, wie es Goebel getan hat. Wir haben die Gattungen *Desmodium, Rhynchosia* u. a., deren manche Arten Blätter mit nur einem einzigen Blättchen entwickeln, während andere Arten drei Blättchen besitzen. Ja bei dem abgebildeten *Desmodium spirale* DC. (Westindien) kommen drei Variationen an einer und derselben Pflanze vor. Am unteren Stengelteile sind lauter einblättrige Blattstiele (Fig. 282). Hier trägt der Hauptblattstiel (*p*) ein Blättchen, welches wie gewöhnlich dem Blattstiele mittels eines gelenkigen Ansatzes (*m*) aufsitzt. An der Basis desselben sind normale Stipellen (*s'*). Im Falle (*B*) sehen wir tatsächlich, dass sich eine Stipelle in ein flaches Blättchen umgewandelt hat. Im Falle (*C*) haben wir wieder ein dreiteiliges Blatt, hier aber ist unter dem Gelenke des Endblättchens der Hauptblattstiel (*p*) zu sehen, an dessen Basis sich normale Stipellen und normale Seitenblättchen befinden. Das Ganze wird von dem gemeinschaftlichen Hauptblattstiel (*l*) getragen. In diesem Falle sind also die Stipellen nicht in Nebenblättchen verwandelt, obzwar die Sache dem Falle (*B*) auffallend ähnlich aussieht.

Wenn sich also die Stipellen in flache Blättchen umändern, so bedeutet dies keine normale Blatteilung, da der ganze Plan der Blatteilung dieser Anschauung widerspricht. Es ist dies in der Tat eine zufällige, aber allerdings begreifliche Metamorphose, denn die Nebenblätter und Stipellen sind lediglich als ein Bestandteil des Blattes selbst (siehe z. B. Viola tricolor) anzusehen.

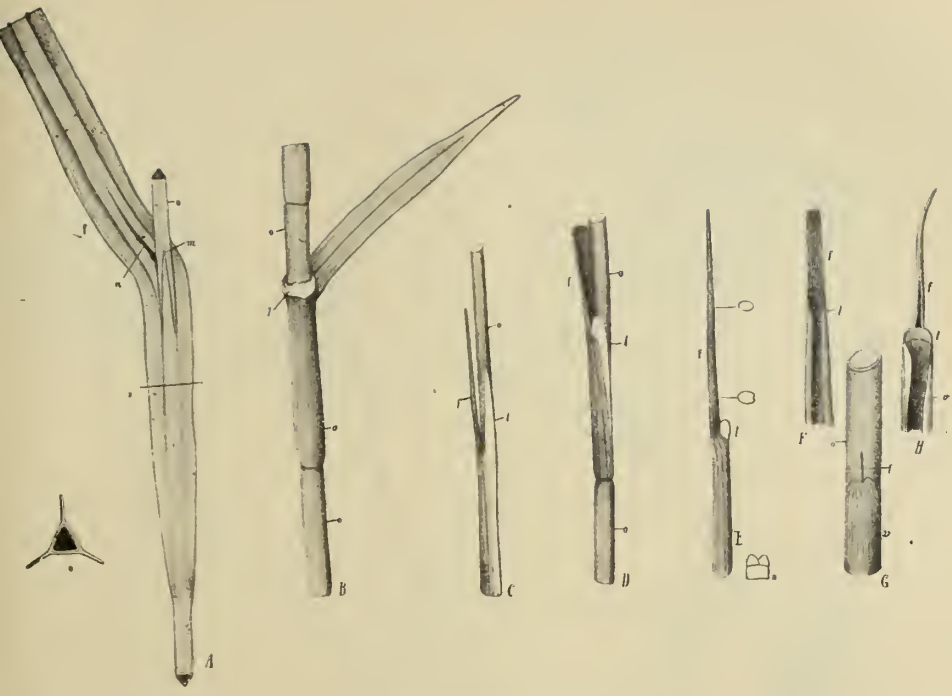


Fig. 284. Ligularbildungen bei den Cyperaceen und Juncaceen. A) **Scleria microcarpa** Nees, B) **Fuirenia simplex** Vahl, C) **Juncus trifidus** L., D) **J. compressus** Jcq., E) **J. lamprocarpus** Ehr., F) **J. bufonius** L., G) **J. communis** E. M., H) **Oxychloë andina** R. Ph. o) Achse, f) Spreite, l) Ligularbildungen, v) Scheide, m) verlängerter Scheidenzipfel, n) Ligularrinne, Aa) Querschnitt durch die Scheide, Ea) die Deckung der Ligularöhrchen. (Original.)

Bei *Centrosoma hastatum* Bnth. (Legum.) sind die Blätter auch nur einblättrig und zeigen unterhalb des Gelenkes ebenfalls 2 Stipellen, welche mit breiten, grünen Flügeln am Blattstiele herablaufen (Fig. 283), so dass die Stipellen hier dasselbe nachahmen, wie die Nebenblätter bei *Genista sagittalis* oder die oben beschriebenen Lathyri und Crotallarien.

Es ist auch interessant, dass bei den genannten Gattungen, welche als Speciescharakter einfache Blätter besitzen, eigentlich dasselbe vorkommt, was wir an den Keimpflanzen von Robinia und Glycine (S. 286) — wo ebenfalls die ersten Blätter einfach waren und erst die späteren, die an der erwachsenen Pflanze übliche Form erhalten — gesehen haben. Es sind also die Fälle der Blätter mit einem Blättchen bei den Gattungen Desmodium an der erwachsenen Pflanze als eine atavistische Erscheinung aufzufassen.

Überblicken wir nun die grosse Abteilung der Monokotylen, in welcher Weise bei diesen die Stipulargebilde ausgestaltet sind. Goebel behauptet, dass die Seitenstipulae bei den Monokotylen überhaupt nicht vorkommen, sondern bloss Ligularauswüchse in den Blattachseln entwickelt seien. Dass diese Ansicht durchaus unrichtig ist, haben Lindinger und

Fig. 285. Ligularbildungen der Monokotylen. A) **Pontederia coerulea**, B) **Hydrocharis morsus ranae**, C) **Heteranthera** sp. o) Achse, L) Laubblatt, s, s') Ligular- (Stipular-) bildungen; Fig. C: p) freie Ligula dem Blatte (L) angehörend, t) Blattrudiment, der Scheide (s) aufsitzend, s') blattlose Scheide, welcher das Blatt (L'') folgt, s, s', L'') sitzen am Seitenzweige, welcher aus der Blattachsel (L) an der Achse (o) hervortritt; das Blatt (L') trägt eine Ligula (l), die Achse (o) endet mit einer Blüte (kv). (Original.)

Glück bereits hinreichend dargetan; wir bemerken bloss, dass Goebels Auseinandersetzungen über die Ligulen, was die morphologische Seite betrifft, durchweg verfehlt sind (er nennt z. B. die Ligulen von Chamaerops »Neubildungen«, welche angeblich den Stipellen der Dikotylen entsprechen sollen!).

Die Nebenblätter der Monokotylen haben sich zumeist in der Gestalt von intrapetiolaren Ligulen entwickelt, was daher kommt, dass die Blätter der Monokotylen mit breiter Basis, häufig mit ihrem ganzen Umfange dem Stengel aufsitzen. Nur dort, wo sich der Blattstiel verschmälert und der Achse mit schmaler Basis aufsitzt, entstanden auch seitliche Nebenblätter, wie bei den Dikotylen. Belege dafür haben wir an den Nebenblättern der Gattung *Tamus* und bei zahlreichen Arten der Gattung *Dioscorea*.

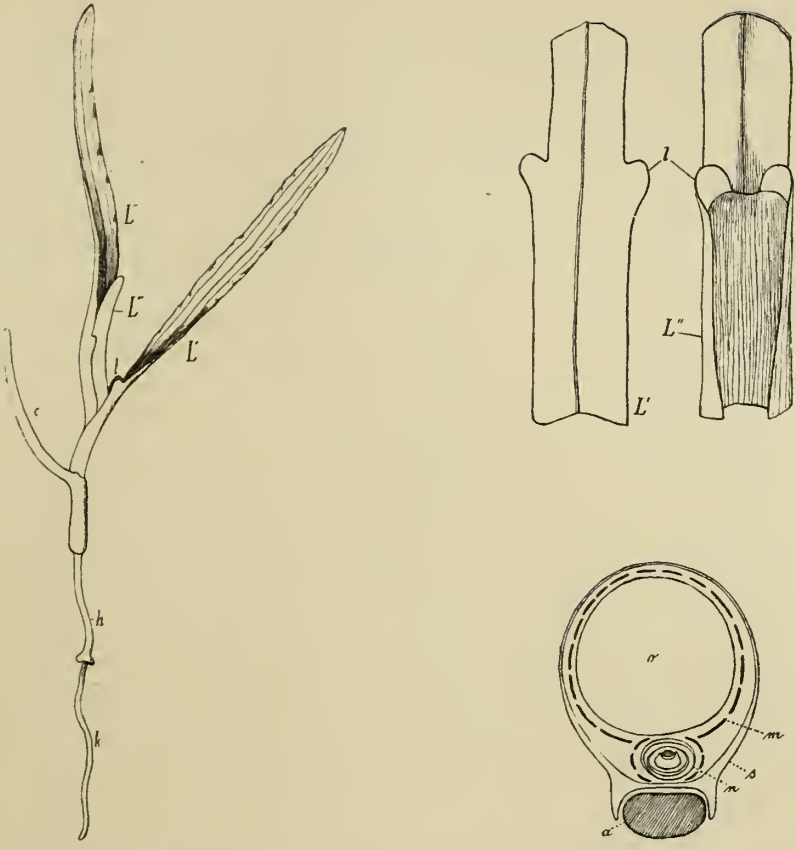


Fig. 286. **Potamogeton lucens** L. Keimpflanze (links), k) Wurzel, h) Hypokotyl, c) Kotyledon, L', L'', L''') Blätter, welche bisher nur Stipularöhrchen (l) zeigen (vergl. die Fig. rechts). Diagramm des entwickelten Stengels, o) Achse, a) Blattstiel, s) Ligula, m) intraliguläre Schüppchen, n) Achselknospe. (Original.)

Gewissermassen die ersten Anfänge der Nebenblätter bei den Monokotylen finden wir bei *Potamogeton densus* und bei der Gattung *Najas*, wo sich eigentlich die Blattbasis durch einen Einschnitt in seitliche Fiedern gliedert. *Najas major* besitzt noch undeutliche Nebenblätter, aber *N. graminea* bereits deutlich entwickelte Nebenblätter in Gestalt zweier flacher Seitenanhängsel am Blattgrunde. Aber auch bei anderen Gattungen sind bereits zwei vollkommen entwickelte Nebenblätter an den Seiten der Blattbasis vorhanden. Als Beispiele nennen wir die Gattungen *Triglochin*, *Althenia*, *Hydrocharis*, *Ruppia* usw.

Wenn wir die Nebenblattgebilde verschiedener Arten und Gattungen der Familie der *Juncaceen* beobachten, so können wir den Schlüssel zum Verständnisse der Stipulae in der Abteilung der Monokotylen finden. Arten der Gattungen *Luzula* und *Prionium* besitzen flache Blätter, welche ganz allmählich in eine den Stengel umfassende Scheide übergehen. So verhalten sich auch die Blätter der chilenischen Arten *Juncus gramini-*

folius Meyer und *J. planifolius* Brown. Von einem nebenblattartigen Anhängsel ist weder am Blattrande noch in dessen Achsel eine Spur zu sehen. Die Blätter des gemeinen *Juncus bufonius* sind flach-rinnig und gehen ebenfalls allmählich in eine Scheide über, welche den Stengel umfasst. An den Rändern der Scheide (Fig. 284 F) erblicken wir aber einen schmalen, häutigen Saum, welcher jedoch noch keine Öhrchen bildet. *Juncus compressus* hat gleichfalls häutig gesäumte Scheidenränder, aber am Ende der Scheide treten diese Ränder als zwei häutige Öhrchen hervor (D). Bei der im Gebirge lebenden Art *Juncus trifidus* (C) verlängern sich sogar diese Öhrchen zu langen, scariösen Nebenblättern, welche sich im oberen Stengelteile in Wimpern teilen. Bei *Juncus lamprocarpus* (E) sind abermals Stipularöhrchen entwickelt, aber sie verschieben sich hier vom Scheidenrande in die Achsel unterhalb der Spreitenbasis, so dass sie sich mit ihren Rändern in der Mediane treffen, ja die Ränder (E, a) sogar einigermassen sich übergreifen — ohne zu verwachsen. Hier haben wir also schon Axillarstipeln. Auch die unteren Scheiden des gemeinen *Juncus communis* (G) tragen eine Spreite in Form einer rudimentären Borste, an deren Basis in der Mediane die beiden abgerundeten Lappen der Scheide wie im vorigen Falle zusammentreffen. Schliesslich verweisen wir noch auf die amerikanische *Oxychloë andina* R. Phil. (H), welche eine vollkommene Axillarligula besitzt. Dieses Ligulargebilde ist nun bei allen Monokotylen dominierend. Wir wissen ja, dass es ein stabiles Charaktermerkmal aller Gräser und Cyperaceen bildet und auch in anderen Familien vorkommt.

Die eben erwähnte Ligula nimmt in den Familien der Zingiberaceen, Hydrocharitaceen und Potamogetonaceen grosse Dimensionen an, so dass sie dann ein selbständiges Organ darstellt, dem sich das eigentliche Blatt als zweites Organ anschliesst (siehe die Fig. 285, A, *Pontederia*). Ja die Ligula kann sogar als selbständiges, vom Blatte getrenntes, im Blattwinkel freistehendes Gebilde — als Axillarligula — existieren (Potamogeton u. a. Fig. 285, C). Wenn die Spreite gänzlich oder teilweise verkümmert, so zeigt sich die Ligula überhaupt als eine selbständige, die Achse umfassende Scheide. Eine solche sehen wir an den Scheiden der Rhizome von Triticum repens, an den Rhizomen der Cyperaceen, an den begrannten oder unbegrannten Deckspelzen in den Ährchen der Gramineen. Die Botaniker haben früher vermutet, dass die Axillarligula von Potamogeton (Fig. 286) ein selbständiges Organ sei. aber schon Glück bemerkt richtig, dass es sich da nur um einen extremen Fall von Lateralstipeln handelt. *Potamogeton pectinatus* hat auf dem Rücken dieser Ligula bereits ein Blatt und die Granne an den Deckspelzen der Gräser (eine veränderte Spreite) sitzt bald unterhalb des Endes, bald in der Mitte, bald am Grunde der Deckspelze.

Es ist ein besonderes Verdienst Glücks, dass er auf den keimenden *Potamogeton* aufmerksam gemacht hat, wo die ersten Blätter fortschreitend

nur scariöse Ränder, dann Seitenöhrchen entwickeln, welche langsam in die Achsel vorrücken, bis sie in der Mediane zusammenwachsen und eine Axillarligula bilden (also im wesentlichen dasselbe, was wir bei der Familie der Juncaceen auseinandergesetzt haben). Diese Beobachtung konnte ich selbst an *Potamogeton lucens* (Fig. 286) bestätigen. Glück hat dies an einer und derselben Pflanze auf vergleichende Weise begründet, wir dagegen an verschiedenen Gattungen und Arten in derselben Verwandtschaft. Wir sehen also, dass die Axillarligula, sie mag nun freistehen oder dem Blatte angewachsen sein, ein sekundäres Gebilde der ursprünglichen zwei Lateralstipeln darstellt.*)

Diese Stipularmetamorphose können wir überall anderwärts bei den Monokotylen verfolgen. *Hydrocharis morsus ranae* z. B. (Fig. 285, *B*) besitzt die Scheiden mit zwei grossen Nebenblättern abgeschlossen, welche sich jedoch in der Mediane berühren und teilweise decken. Die Axillarzweige aber beginnen mit zwei einfachen, spreitenlosen, bis zum Ende ungeteilten Scheiden (spreitenlose Ligulen). Sehr belehrend sind diese Verhältnisse bei der Gattung *Heteranthera* (Fig. 285, *C*). An der Achse (*o*) sitzt das Blatt (*L*), welches in der Achsel eine bis zur Basis freie, membranartige, scheidenförmige Ligula (*p*) besitzt. Die Achse (*o*) drückt sich seitwärts durch das Wachstum des starken Axillarzweiges und endet mit der Blüte (*kv*). Sie trägt aber noch ein zweites Blatt (*L'*), welches dem Rücken einer grünen, mit einer kurzen Ligula (*l*) endigenden Scheide aufsitzt. Der Axillarzweig beginnt mit einer adossierten, häutigen Ligula (*s*), welche ungefähr in der Mitte das Blattrudiment (*t*) trägt. Hierauf folgt die gegenständige, scheidige und häutige Ligula (*s*), welche jedoch weder ein Blatt, noch ein Rudiment desselben besitzt! Erst dann folgt das grüne Blatt (*L''*), welches wiederum eine Axillarligula besitzt wie das Blatt (*L*) und so wiederholt sich dies weiter. Hier finden wir also alle Formen der Ligula vor: eine axillare, eine dem Blatte angewachsene und eine als selbständige Scheide an der Achse. Dieses Beispiel allein kann uns schon überzeugen, dass ähnliche, auch in anderer Verwandtschaft vorkommende Gebilde dieselbe morphologische Bedeutung haben. Wir ersehen aus diesem Beispiele ferner, dass die spreitenlosen Scheiden der *Araceen* ebenso wie die Scheiden an den Rhizomen der *Gramineen* und *Cyperaceen* eigentlich nur Ligulen sind, denn überall können wir beobachten, dass die Spreite sich an ihnen zuerst (gewöhnlich am Ende) als kleines Zähnchen zeigt (siehe Juncus communis). Es geht daraus auch hervor, dass alle Hüll-, Deck- und Vorspelzen, sowie auch die ersten Scheiden (1—2) an den keimenden Gräsern nur spreitenlose Ligulen sind. Einen direkten Beweis hiefür können wir an dem keimenden Reis (*Oryza sativa* — Fig. 214) beobachten, welcher ausnahmsweise zwei spreitenlose

*) Čelakovský dozierte das Gegenteil, allerdings unrichtig, wie schon Glück nachgewiesen hat.

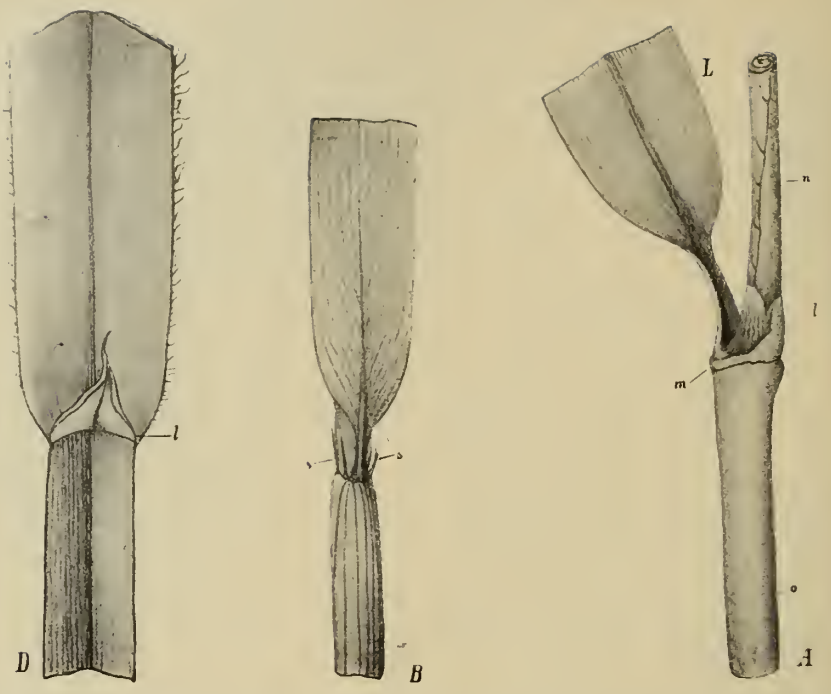


Fig. 287. Ligularbildungen der Gramineen. A) **Bambusa** sp., B) **Phyllostachys puberula** Mnr., D) **Avena planiculmis**. o) Halm, l) Ligula, m) die den Blattstiel von aussen umfassende Ligularpartie, s) Borsten, hinter der Ligula stehend. (Original.)

Scheiden entwickelt. Die erste ist zweirippig, die zweite mehrrippig. An dieser zweiten Scheide kann man schön sehen, wie die häutigen Ränder unter der rudimentären Spitze in die Mediane hin sich allmählich verbreitern. Und wenn sie zusammenfliessen, so stellen sie eine Ligula an der Basis der grünen, flachen Spreite dar — also eigentlich dasselbe, was früher von den Juncaceen und der Gattung Potamogeton gesagt worden ist.

Der Umstand, dass die Vorspelze in dem Ährchen der Gräser und die erste Scheide der Keimpflanze bei den Gramineen zweikielig ist, steht der Einheitlichkeit dieser Organe nicht im Wege; ist ja doch bei der abgebildeten Art von Potamogeton (Fig. 286) die Stipularscheide auch zweikielig und bei den Nebenblättern der Dikotylen haben wir gesehen, dass die Zahl der Nerven im Nebenblatte über die Anzahl seiner Bestandteile gar nicht entscheidet.

Die Ligula der Gräser hat in den meisten Fällen eine häutige Form und zieht sich über die ganze Breite der Blattspreite hin, welche sich, wie gebrochen, an diesen Stellen von der Scheide abteilt. Sie ist verschieden lang und manchmal geteilt oder zu Wimpern umgeändert. Dass sie von derselben Wesenheit ist, wie in den Familien der Araceen, Hydrocharitaceen und Zingiberaceen, davon legt die Gattung *Psamma*, wo sie einige *cm* lang, ziemlich steif und von einigen Nerven durch-

zogen ist, Zeugnis ab. *Oryza sativa* zeigt ebenfalls eine grosse und mehrnervige Ligula. Auch bei *Avena planiculmis* (Fig. 287) ist sie in eine Spitze verschmälert und mit einem grünen Mittelnerven versehen. Fälle, wo sie gänzlich abortiert, sind selten. So hat *Panicum Crus galli* keine Ligula, aber wir können gut sehen, dass die Linie, in welcher sie stehen sollte, scharf markiert und dass die Spreite anatomisch von der Scheide auffallend differenziert ist. Wir müssen also hier die Ligula ebenso wie anderwärts voraussetzen, nur dass sie in diesem Falle ganz abortiert ist. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei den Cyperaceen.

Eine sehr sonderbar ausgebildete Ligula weist die Gattung *Bambusa* und deren Verwandtschaft auf. Sie ist hier sehr stark entwickelt und zweikielig, indem sie das junge, nachfolgende Blatt vollkommen umfasst (Fig. 287); hinter ihr sitzt die Spreite auf, welche hier zu einem festen Blattstiel sich verschmälert. Die Ligula (*m*) verläuft aber auch nach hinten und umfasst sogar als niedriger Kragen von aussen die Basis des Blattstieles. Dieser Kragen stellt uns aber kein besonderes oder neues Organ vor; es ist dies bloss eine Emergenz, denn in den Blütenähren an den Hüllspelzen wird er fortschreitend kleiner, bis er gänzlich verschwindet und die Scheide übergeht allmählich in eine lanzettförmige, kleine Spreite, während die Ligula unverändert verbleibt. Bei *Phyllostachys puberula* Mnr. (Fig. 287) stehen gar hinter der Ligula steife, lange Borsten.

Dort, wo an den Deckspelzen die endständige Granne direkt in die Deckspelze übergeht, müssen wir annehmen, dass die Ligula einen gänzlichen Abortus erlitten hat, wie bei dem schon genannten Panicum.

Noch einem Gegenstand an den Blättern der Gräser müssen wir unsere Aufmerksamkeit widmen. Dort, wo die Scheide sich bricht, um eine abstehende Spreite zu bilden, finden wir manchmal (aber keineswegs immer) eigentümliche häutige oder knorpelige Öhrchen (Fig. 215 *m*), welche auch bedeutend verlängert sein können, so dass sie sich an der entgegengesetzten Halmseite kreuzen. Bei Oryza sativa sind diese Öhrchen lang und dünn ausgezogen und mit langen Börstchen besetzt. Überall, wo diese Öhrchen vorkommen, sieht man ganz deutlich, dass sie mit der Ligula nicht zusammenhängen, sondern mit dem Spreitenrande, dass sie also kein Bestandteil der Ligula, sondern der Spreite sind; sie können also nicht als Stipularorgan angesehen werden, obzwar sie mit den Stipeln sehr viel Ähnlichkeit haben. Čelakovský war der erste, welcher diesen Öhrchen Aufmerksamkeit geschenkt und zugleich hervorgehoben hat, dass ihre Gestaltung zur Unterscheidung der Arten und Gattungen gut benützt werden kann.

Die Ligulen der Cyperaceen sind durchweg in gleicher Weise entwickelt, wie bei den Gräsern, nur dass sie hier viel häufiger der gänzlichen Abortierung unterliegen. So finden wir in der Gattung *Carex* bald deutliche, scariöse (C. vulpina u. a.), bald vollkommen abortierte Ligulen. Die Gattungen *Cyperus*, *Eriophorum*, *Schoenus*, dann *Scirpus lacustris* u. a.

Fig. 288. Scirpus paradoxus Spr. mit gewimperten Stipulen. (Original.)

zeigen vollkommen entwickelte Ligulen. Bei *Fuirenia simplex* Vahl. (Fig. 284, *B*) ist die Blattscheide bis oben hinauf verwachsen und die Ligula wächst nicht bloss an der Basis der Spreite heraus, sondern umfasst manschettenförmig den Halm rings herum. Es ist das gewiss nichts anderes als eine Modifikation der gewöhnlichen Ligula. Dort, wo die Ligula überhaupt nicht entwickelt ist, finden wir, wie bei den Gräsern, eine scharfe, anatomische Differenzierung zwischen der Spreite und Scheide, woraus mit Recht vermutet werden kann, dass die Ligula der Abortierung unterlag.

Eine ungewöhnliche und den xerophyten Verhältnissen akkomodierte Form haben die Ligulen der amerikanischen Art *Scirpus paradoxus* Spreng. (Fig. 288) angenommen. Hier ist die Spreite dreieckig-borstlich, steif und die Ligula an der Bauchseite der Spreite sitzend, indem sie sich an den Rändern allmählich in einen breiten, scariösen Saum verbreitert, welcher oben in zwei lange, mit langen Wimpern versehene Öhrchen übergeht. Wenn die Halme und Blätter abgestorben sind, so bleiben bloss die gewimperten Scheiden mit den Ligulen und harten Blattbasen an der festen Achse übrig, mit welcher sie einen 3—4 *cm* dicken, dicht behaarten und am Ende mit einem Schopf lebender, dichter Blätter abgeschlossenen Stamm bilden. Die Pflanze gewinnt infolgedessen gegenüber den anderen Cyperaceen ein wirklich paradoxes Aussehen.

Eine noch mehr sonderbare Modifikation zeigt die brasilianische *Scleria microcarpa* Nees. Bei derselben ist ein sehr verlängerter, beblätterter Halm vorhanden. Die ungewöhnlich breiten, flachen Blätter laufen an der Scheide mit breiten Flügeln (Fig. 284 *A*) herab. Aber auch an dem Blattrücken an der Rückseite läuft an der Scheide ein breiter Flügel herab, so dass wir auf dem Durchschnitt das Bild *(a)* erhalten. Die Scheide ist nicht gerade, wie gewöhnlich, abgestutzt, sondern verlängert sich in einen besonderen Zipfel *(m)*, welcher allerdings mit der Ligula nichts zu tun hat. Die eigentliche Ligula ist hier nicht entwickelt; anstatt derselben finden wir an der Spreitenbasis eine scharfe, bewimperte Rinne *(n)*, welche sich allmählich oben in die Spreite hin verliert. Diese besitzt zwei starke Seitennerven, aber keinen in der Mitte.

In der Familie der *Restionaceen* finden wir überall eine Axillarligula, welche zumeist langsam in einen breiten, häutigen Rand an der Scheide übergeht, wodurch das Ganze eine Gestalt erhält, wie wir dieselbe z. B. bei der Pontederia gesehen haben, denn die verkümmerte, borstenförmige Spreite sitzt dann mehr oder weniger hoch auf dem Rücken der Scheide, welche in die Ligula übergeht.

In der Familie der *Araceen* finden wir die Ligulen etwa in ähnlicher Weise ausgebildet, wie bei den Juncaceen. Wir haben hier nämlich einen sehr verbreiteten Typus solcher Blätter, welche mit breitem Stiele der Achse aufsitzen und auf verschiedene Weise dann in die Spreite übergehen (darüber weiter unten) — ohne eine Stipula oder eine Ligula zu bilden. Es gibt aber auch Beispiele, wo die Scheide unterhalb der Spreite Öhrchen bildet, welche sich allmählich in der Mediane unterhalb der Spreite einander annähern, bis sie zu einer einfachen Ligula zusammenfliessen. Die gemeine *Calla palustris* L. besitzt eine grosse, zweikielige Ligula, welche in eine Scheide übergeht und auf der ein gestieltes Blatt sitzt. Bei vielen Araceen-Gattungen wechseln spreitenlose Scheiden mit spreitentragenden ab, was im wesentlichen dasselbe ist, wie bei den Hydrocharitaceen, wenn die Axillarligula ausgebildet vorkommt.

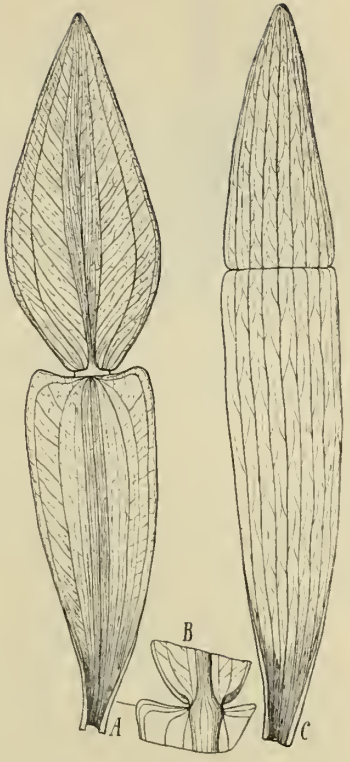


Fig. 289. Zweigliederige Blätter von **Pothos scandens** (A) und **P. Lobbianum** (C). B) Die Verbindung der beiden Blatthälften an der Unterseite (von **A**). (Original.)

Einen sehr belehrenden und für unsere Auseinandersetzungen bedeutsamen Fall stellen einige Arten der Gattung *Pothos* (Fig. 289) dar. In dieser Gattung finden wir zwar Arten, welche, wie andere Araceen, eine gestielte Spreite tragen, allein der Spreitenstiel sitzt am Rücken einer Scheide unter deren Ende, so dass eine axilläre, einfache Ligula übrig bleibt. Es gibt aber andere Arten (u. zw. in der Mehrzahl), wo die Scheide sich bedeutend erweitert, bis sie die Gestalt eines Blattes annimmt (Fig. 289), welches in jeder Beziehung der oberhalb desselben sitzenden Spreite ähnlich wird. Es sieht dies so aus, als ob ein Blatt aus dem anderen entstünde. Und man kann in der Tat gut beobachten, wie sich die untere, blattartige Scheide in der Mediane unter dem Stiel des oberen Blattes zu einer Ligula verbindet und infolgedessen der Stiel des oberen Blattes aus dem Rücken des unteren hervorkommt, im Prinzipe also dasselbe, was wir bisher bei den Ligulen kennen gelernt haben. Beide Spreiten sind mit der Bauch- und Rückseite normal zur Achse orientiert. Bei einigen Arten kann man an den jungen, sterilen Zweigen (P. Zippelii) einfache, in ein oberes und unteres Blatt nicht geteilte Blätter wahrnehmen. Nur hie und da zeigt sich in der

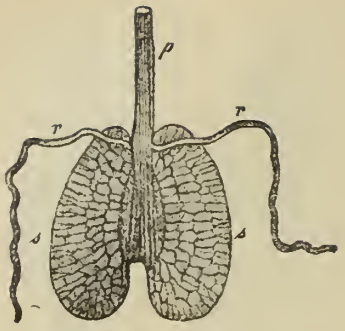


Fig. 290. **Smilax otigera**; p) Blattstiel, r) Ranken, s) schildförmiges Nebenblatt. (Nach Glück.)

Mitte eine kleine Falte, welche die ersten Anfänge der Gliederung in zwei Teile andeutet.

Auch in der Familie der *Zingiberaceen* können wir dieselben Formen der Ligularbildungen, wie in den vorigen Familien beobachten.

In den Familien der *Liliaceen*, *Amaryllidaceen*, *Iridaceen*, *Bromeliaceen* und *Orchidaceen* sind die Stipeln und Ligulen im ganzen sehr selten; wir haben hier ein einfaches, flaches Blatt, welches allmählich in eine flache oder anders geformte Spreite übergeht. Nur hie und da, namentlich dort, wo eine geschlossene Blattscheide vorkommt, entwickeln sich auch Axillarligulen (*Plecа tenuifolia* Mchx., *Allium Scorodoprasum*, *A. fistulosum*, *Sowerbea multicaulis* Pritz., *S. juncea* Sm., *Xerotes turbinata* Endl. u. a.). Von den Gattungen *Dioscorea* und *Tamus* haben wir schon Erwähnung getan.

Sehr interessante morphologische Gebilde stellen uns die Ranken der Gattung *Smilax* vor. Sie sind fest und dienen zum Klettern der Pflanze an Bäumen und Sträuchern, indem sie sich spiralförmig um die Zweige schlingen (Fig. 364). Sie kommen an den Seiten des Blattstiels, dicht oberhalb der Beendigung der mehr oder weniger häutigen Scheide zum Vorschein, in welche der Blattstiel sich verbreitert. Bei vielen Arten endigt diese Scheide in der Gestalt von zwei unbedeutenden Seitenöhrchen, bei anderen ist aber deutlich zu sehen, dass sie einen inneren Saum oder eine Ligula am Blattstiel bildet. Diese Ligula mit der Scheide verwandelt sich, wie Glück zuerst darauf aufmerksam gemacht hat, bei der Art *Smilax otigera* in einen stattlichen, flachen Schild, welcher oben mit abgerundeten, bis über 2 *cm* langen Öhrchen abgeschlossen ist (Fig. 290).

Dass auch diese schildförmige Scheide und die oben beschriebenen Formen derselben nur die Bedeutung von scheidenförmig erweiterten Blattstielen haben, wird nicht nur durch ihre Bedeutung selbst, sondern namentlich durch die Art *Sm. herbacea L.* bewiesen, welche krautigen Wuchses ist, aufrechte Stengel und rankenlose Blätter besitzt. Hier übergeht der Blattstiel ganz allmählich aus der sehr schmalen Einfassung am Rande in eine umfassende Scheide — also ganz so, wie es bei den gewöhnlichen Scheiden der meisten Blätter die Regel ist. Wir sehen also auch hier, wie bei den *Aroideen* und *Juncaceen*, dass die Blattstielscheide allmählich seitliche Stipularöhrchen bilden kann, welche sich auch auf die Innenseite des Blattstieles ausbreitern können, bis beide in der Mediane

zusammentreffen oder sogar in eine intrapetiolare Ligula zusammenfliessen.

Da nun kein Zweifel vorliegt, dass die Ranken stets ausserhalb der Scheide und ihrer stipulären Bestandteile hervorkommen, so ist es unmöglich, sie als veränderte Stipeln anzusehen, wie es von Mirbel, Treviranus, De Candolle u. a. doziert worden ist.

Auch die Meinung, nach welcher die Smilax-Ranken umgewandelte zwei seitliche Abschnitte des dreiteiligen Blattes darstellen sollten (Mohl, St. Hilaire, Maout, Čelakovský), ist unbegründet, denn wir finden nirgends in der Verwandtschaft dreiteilige Blätter. Clos betrachtet sie als dem eigentlichen Blattstiele angehörige Organe, welche also nicht durch Umwandlung irgend eines Blatteils entstanden sind. Und Goebel betrachtet sie, wie gewöhnlich, wenn er nicht weiss, was er mit einem Organ anfangen soll, als »Neubildungen«, was allerdings gerade soviel ist, als ob man überhaupt gar nichts sagen würde.

Clos hat in dieser Angelegenheit gewiss die richtigste Anschauung, welche noch besser von Glück bestätigt und aufgeklärt worden ist. In der Jugend zeigen sich beide Ranken an der Scheide selbst, und zwar in Gestalt von zwei geraden Stacheln. Zu dieser Zeit ist der Blattstiel unter der Spreite überhaupt noch gar nicht entwickelt. Schon aus diesem Umstande ist zu ersehen, dass sich die Ranken anders verhalten als der Blattstiel. Überdies sind die vollkommen ausgebildeten Ranken stielrund, während der Blattstiel eine innere Rinne besitzt. Hieraus darf mit Recht der Schluss gezogen werden, dass die Ranken keineswegs als umgewandelte Stiele der Seitenblättchen eines dreiteiligen Blattes aufgefasst werden können.

Bei jenen Arten, welche keine Ranken besitzen, dann an den Blütenzweigen der rankentragenden Arten finden wir statt der Ranken zwei gerade, scharfe Stacheln, ganz denen ähnlich, wie sie an den Zweigen und Blättern der Gattung *Smilax* überhaupt vorkommen. Dieser Umstand, sowie die oben angeführten Fakta führen uns auf den Gedanken, dass die Ranken der Gattung Smilax umgewandelte Stacheln sind, welche am Blattstiel in der Regel zu je zwei zur Entwicklung gelangen. Dass die Stacheln als Emergenzen am Pflanzenkörper konstant an regelmässigen Stellen zum Vorschein gelangen können, werden wir noch später an vielen anderen Belegen zu sehen Gelegenheit haben. Und dass in die Ranken der Gattung *Smilax* Gefässbündel eintreten, was bei den Stacheln am Stengel nicht der Fall ist, beweist auch gar nichts, denn wir wissen, dass ein Organ, welches eine wichtige Funktion ausübt, sich stets mit Gefässbündeln versieht, wenn es solche braucht.

Aus unserer ganzen Diskussion über die Smilax-Ranken geht hervor, dass diese Organe in die Kategorie der Stipulargebilde überhaupt nicht eingereiht werden können, und wir schliessen sie daher aus der Theorie, welche wir im nachfolgenden entwickeln werden, a priori aus.

In allen vorher beschriebenen Modifikationen der Nebenblätter können wir die phylogenetische Entwicklung dieser Organe beiläufig folgendermassen zusammenfassen: Ursprünglich sitzt an der Achse ein einfaches Blatt, in jeder Beziehung als ganzes Organ. Da geschieht es nun nicht selten, dass an der Basis von dem Blattstiele sich Seitenteile abteilen, welche namentlich dort, wo die Blattstielbasis schmal ist, sich als freie, seitliche Nebenblätter darstellen. Wenn das Blatt mit breiter Basis der Achse aufsitzt, welche es allenfalls auch als breite Scheide umfasst, so übergeht es bald allmählich in die Spreite, mit welcher es ein einheitliches Blatt bildet (Hyacinthus, Bromelia, Orchis u. a.), oder es differenziert sich als untere, scheidenförmige Partie, aus welcher aus dem Rücken der zweite Teil herauswächst, der sich zu einer grünen Spreite verbreitert. Der untere Teil endet dann nur als mehr oder weniger grosse Ligula. Nur bei der Gattung *Pothos* entwickeln sich beide Teile gleichmässig zu einem bespreiteten Blatte. Wir haben also hier die Gliederung des ursprünglich einfachen Blattes in zwei, der Gestalt und Funktion nach verschiedene Organe. Nur bei der schon öfters genannten Gattung *Pothos* haben beide Glieder eine gleiche (Assimilations-) Funktion; gewöhnlich aber übernimmt das untere Glied eine mechanische (Umhüllungs- etc.), das obere jedoch eine assimilierende Funktion.

Wie sich ein solches zweigliedriges Blatt entwickelt hat, haben wir bereits eingehend dargelegt; es ist aber ein Faktum, dass das Ergebnis dieser Evolution ein aus zwei Teilen zusammengesetztes Blatt ist. Und ein Extrem dieser Entwicklung ist gewissermassen die axillare, umfassende Stipula (Potamogeton), hinter welcher das grüne Blatt als zweiter Bestandteil steht. Dass das Blatt sich faktisch zur Differenzierung dieser zwei Organe hinneigt, ersehen wir daraus, dass auch das untere Blattglied selbständig existieren kann, denn die Schuppen an den Rhizomen der Gramineen und Cyperaceen und die Niederblätter vieler Araceen stellen das erste Glied, eigentlich das ursprüngliche Blatt dar, an welchem sich das zweite Glied erst bildet. Ebenso auch die Deck- und Vorspelzen in den Ährchen der Gramineen und Cyperaceen.

Wir können also von einfachen und zweigliedrigen Blättern sprechen. Die Spreite des Blattes eines Grases oder Halbgrases ist also nicht gleich der Blattspreite der Gattungen *Hyacinthus*, *Scilla* oder *Orchis*. Dem Blatte dieser 3 Gattungen gleicht bloss die Schuppe an den Rhizomen der Gräser oder die erste Scheide an der Keimpflanze der Gräser (Coleoptile). Die zweigliedrigen Blätter sind bei einigen Familien (Gramineen, Cyperaceen, Restionaceen) zur Regel geworden, in anderen Familien (Araceen, Juncaceen) ist diese Entwicklung dagegen noch nicht vollendet. Die Gliederung der ursprünglich einfachen Phyllome in zwei Organe wird uns noch im III. Teile, im Kapitel über die Parakorollen in den Blüten der Gattungen *Narcissus*, *Eucharis*

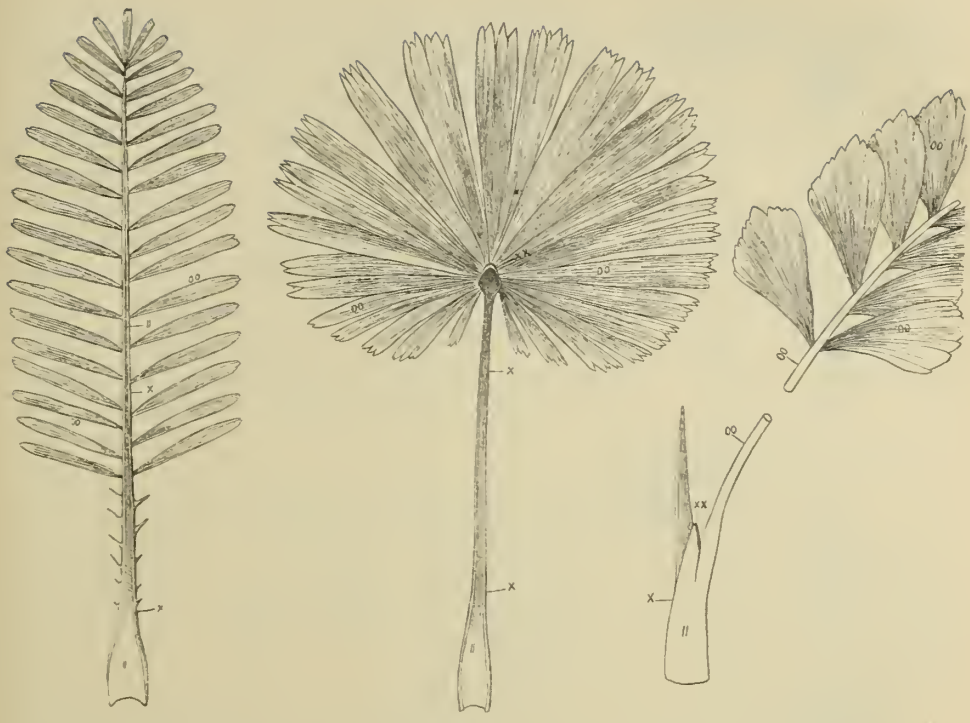


Fig. 291. Zusammensetzung der drei Blattformen bei den Palmen. Die sich entsprechenden Teile sind gleich bezeichnet. (Original.)

Lychnis, Tulbaghia, Giliesia, Allium und in den Kelchen einiger Arten der Gattung *Gentiana* beschäftigen.

Mit Hilfe unserer Theorie der zweigliedrigen Blätter können wir die morphologische Zusammensetzung der Palmenblätter lösen. Diese Blätter sind nach dreierlei Typus zusammengesetzt (Fig. 291):

a) Entweder verschmälern sie sich allmählich aus einer scheidigen Basis in einen, meistenteils rinnenförmigen Blattstiel, welcher langsam in die Hauptrippe übergeht, wo sich zuletzt beide Ränder der Rinne zusammenschliessen und in eine einzige Kante oder Linie zusammenfliessen. Die Blattabschnitte sitzen am Rücken der zusammengeschlossenen Rippe in zwei Reihen. Zu diesem Typus gehört z. B. *Phoenix, Kentia.*

b) Oder es verschmälert sich das Blatt aus scheidiger (offener oder geschlossener) Basis in einen rinnigen Blattstiel, welcher aber mit einer ziemlich grossen, harten Ligula endet, an deren Rücken im Halbkreise Blattfiedern hervorkommen. Beispiele geben uns *Latania, Chamaerops.* — Zwischen beiden genannten Typen bildet *Washingtonia*, wo der rinnige Blattstiel kurz in die Spreite als Rippe ausläuft, den Übergang.

c) Oder es schliesst sich die Blattscheide gleich an der Basis, indem sie bald eine geschlossene (zusammengewachsene) Scheide, bald eine verlängerte Axillarligula bildet. Der Blattstiel schliesst sich oberhalb der

Ligula oder gleich oberhalb der Mündung der Scheide mit seinen Rändern zu einem rundlichen Ganzen zusammen, welches, wie die Hauptrippe, sich in mannigfaltige Spreitenfiedern teilt. Beispiele: *Arenga*, *Chamaedorea*, *Wallichia*. Wir sehen hier also die Neigung, nach Art der Gräser Ligulen zu bilden und gleichzeitig erblicken wir, wie bei den Gräsern, dass die Blattspreite auf dem Rücken des ersten scheidenförmigen Gliedes entsteht. Bei den Palmen existiert also überall eine Scheide und eine Dorsalspreite. Daraus wird uns auch klar, dass die Zusammensetzung der Palmenblätter im wesentlichen mit jener der Gramineenblätter übereinstimmt, mit welchen sie auch die Nervatur und anatomische Struktur gemeinsam haben. Auch die Gliederung des Palmenstammes entspricht den gegliederten Halmen der Gräser. Aus dem Gesagten und noch anderen Umständen ist es klar, dass die Palmen eine nahe genetische Verwandtschaft mit den Gräsern an den Tag legen.

Der Typus *Chamaerops* mit einer steifen Ligula am Ende des Blattstieles (recte der Scheide, welche in den Blattstiel übergeht) erinnert an die gewöhnliche Form der Ligulen bei den Gräsern oder Halbgräsern, während der Typus *Phoenix* das Blatt der Gattung *Scleria*, wo gleichfalls keine querstehende Ligula ausgebildet ist, getreu nachahmt. Der Typus *Chamaedorea* ist schon eine Modifikation des ersten Typus und erinnert uns an die Gattungen *Calla* oder *Pontederia*.

Interessant ist, dass die von den eigentlichen Palmen bedeutend abweichenden Gattungen *Carludovica* und *Cyclanthus* bloss einfache Blätter, auf die Art wie die Gattung Musa, besitzen. Hier verbreitert sich nämlich der Blattstiel allmählich in die Spreite.

Bemerkenswert sind unter den Palmen noch die Gattungen *Latania*, *Chamaerops* u. a., welche Fächerblätter und die Basalligula unter der Spreite an der Oberseite entwickeln, wie schon eben bemerkt worden ist. Diese Ligula läuft hier in Gestalt eines niedrigen Kragens auch auf die Blattunterseite herab, wo sie noch öfters mit Haaren am Rande besetzt erscheint. Diesen Kragen sehen viele Autoren als ein dorsales Nebenblatt an. Vergleichen wir diese Sache mit dem Blatte der Gattung *Bambusa* (Fig. 287), so sehen wir sofort, dass es sich um den gleichen Fall handelt und dass daher von einer Dorsalligula hier keine Rede sein kann.

Die Blätter der Palmen, welche vermöge ihrer dekorativen Formen so charakteristisch sind, waren für viele Autoren (Mohl, Trécul, Hofmeister, Karsten, Goebel, Eichler u. a.) der Gegenstand eingehender, leider aber fast durchweg nur ontogenetischer Studien. Durch ihre Morphologie sind sie, wie wir eben erfahren haben, sehr interessant, aber auch ihr Wachstum und ihre Entwicklung in der ersten Jugend zeigt einige Eigentümlichkeiten. Ihre Spreite, sie mag die Fächer- oder Fiederform haben, ist ursprünglich als ein Ganzes angelegt, was auch an den entwickelten Blättern der Gattungen *Latania*, *Geonoma* u. a. noch zu sehen ist. Diese Spreite legt sich in der Jugend längs der Nerven gefaltet zu-

sammen; erst später infolge des Absterbens der Kanten der einzelnen Falten zerreisst sie in Fiedern, wodurch anscheinend gefiederte Blätter entstehen. Es handelt sich hier aber nicht um solche Blätter, da ihre Fiedern nicht durch Teilung der Spreite gleich in deren ersten Anfängen an der Achse, sondern erst im vorgeschritteneren Stadium entstehen. Sie sollten eigentlich zerrissene Blätter heissen. Die Zerreissung erfolgt allerdings ungleich tief, manchmal im jüngeren, manchmal im älteren Stadium und an verschiedenen Orten, wodurch einige Modifikationen zustande kommen. So zerreissen sie bei *Phoenix* an den oberen Kanten und schon frühzeitig, infolgedessen sind die Seitenfiedern des gefiederten Dattelblattes voneinander beträchtlich entfernt und von unten hinauf zusammengelegt. Die Fiederabschnitte der Blätter von *Cocos* und *Calamus* sind von oben nach unten gefaltet, weil die untere Kante sich zerrissen hat. Die Blattfiedern einiger Arten von *Chamaerops* sind flach, nicht zusammengelegt, weil sich die oberen und unteren Kanten zerrissen haben.

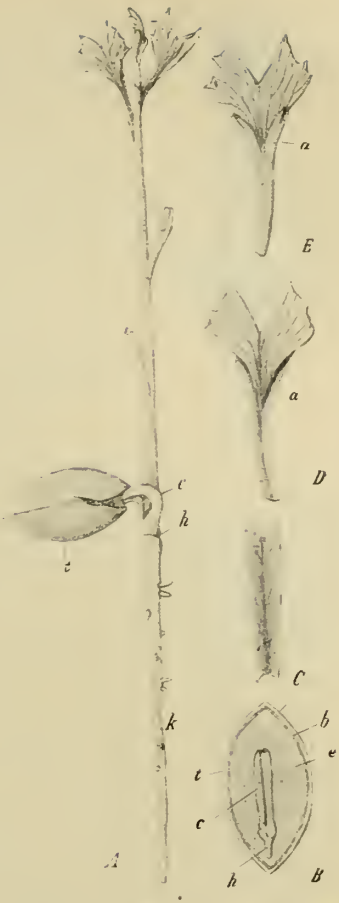


Fig. 291a. Keimung und Blattbildung von **Ginkgo biloba**. A) Keimpflanze, k) Hauptwurzel, h) Hypokotyl, c) Kotyledonen; B) Längsschnitt durch den Samen, t) harte Aussenschale, b) innere häutige Schale, e) Endosperm, h) Hypokotyl, c) Kotyledonen; C) scheidiges Niederblatt; D, E) erstes Blatt von oben und von unten, a) Scheidenzipfel, aus denen die Blattspreite hervortritt. (Original.)

Auf ganz ungewöhnliche Weise erfolgt auch die Entwicklung der Blätter bei der Gattung *Ginkgo* (Fig. 291 a). An der Keimpflanze folgen nach den Keimblättern zwei lederartige Schuppen (A), welche länglich, ausgehöhlt und an der Spitze in zwei Zipfel geteilt sind. Bei der oberen Schuppe ist in dem Zipfelwinkel ein Rudiment der Spreite bemerkbar (C). Nach diesen Schuppen folgen 2–3 Übergangsblätter mit einer kleineren, flachen Spreite. Diese Spreite ist aber zwischen die beiden Zipfel der vorgehenden Schuppe so eingekeilt, dass es den Anschein hat, als ob sie aus dem Winkel beider Zipfel und zwar an der Bauchseite herauswachsen würde. Faktisch sehen wir an der Rückseite des Blattes beide Schuppenzipfel in der Form eines Hörnchens an der Spreite hervortreten (D, E)! Hier haben wir also etwas Ähnliches wie beim Typus der zweigliedrigen Blätter, denn auch hier wächst die Spreite aus der Nebenblattscheide als dem ersten Gliede. Aber dieses Herauswachsen erfolgt keineswegs an der

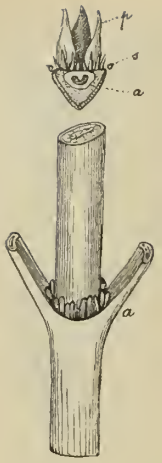


Fig. 292. Intrapetiolare Trichome. **Cyrilla racemiflora** L. (oben) a) Blattnarbe, s) Stipulae, p) Achselknospe, **Allamanda cathartica** (unten), a) gegenständige Blätter. (Original.)

Rücken-, sondern an der Bauchseite! Durch diese Eigentümlichkeit unterscheidet sich *Ginkgo* nicht nur von allen Koniferen, sondern auch von allen Phanerogamen überhaupt, wodurch die Isolierung dieser merkwürdigen Pflanze, deren Verwandtschaft bis in die Steinkohlenperiode zurückreicht, abermals bestätigt wird. Die Entwicklung der Blätter an der Keimpflanze wiederholt sich in derselben Form an den aus Winterknospen herauskommenden Zweigen. Hier bilden die Hüllschuppen ebenfalls scheidenförmig erweiterte Nebenblätter, aus welchen weiterhin am Zweige dann die Spreite aufwächst.

Später werden wir hören, dass die Blätter (Nadeln) der Koniferen und Cycadeen durchweg eingliedrig sind und dass sie sich allmählich in Knospen oder Achsenschuppen verwandeln. Dem gegenüber verhält sich also *Ginkgo* ganz verschieden, wodurch in glänzender Weise die Richtigkeit der Ansicht jener bestätigt wird, welche behaupten, dass diese Gattung aus der Familie der *Taxaceen* überhaupt ausgeschlossen werden muss.

Wenn wir uns schon mit den Nebenblattgebilden beschäftigen, so müssen wir schliesslich auch von den Achsel- und insbesondere von den intrastipulären Wimpern Erwähnung tun. In den Blattachseln der Wasserpflanzen (Hydrocharis, Potamogeton u. a.), namentlich bei jenen Arten, welche durch eine breite, umfassende Insertion ausgezeichnet sind, bemerken wir fast durchweg zahlreiche, reihenweise angeordnete Schüppchen, Wimpern oder Börstchen. Auf dem Diagramm des abgebildeten *Potamogeton lucens* (Fig. 286) sind diese flachen, linealen Schuppen nicht nur rings um den ganzen Spross, sondern auch um die Achselknospe gestellt. Doch auch anderwärts, ja selbst bei baumartigen Gattungen, finden wir nicht selten Achselborsten und Wimpern. So sind sie allgemein in der Familie der *Apocynaceen* (Fig. 292) verbreitet. Bei der Gattung *Rauwolfia* (Apocyn.) steigen sie aus der Blattachsel bis hoch an die Oberseite der Blattstiele hinauf und sind dann wie bei der Allamanda, Forsteromia, Tanghinia u. a. steif, hart und knorpelig. Auch bei vielen Gattungen der Rubiaceen (z. B. bei *Nonatelia panamensis* Cand. (Fig. 274) finden wir Achseltrichome. Bei der eben abgebildeten Art sind sie ganz besonders zahlreich, steif, lang und krallenähnlich in den Nebenblattachseln vorhanden. Ja, auch bei der gemeinen Art *Galium Cruciata* befinden sich in den Blattachseln zahlreiche, walzenförmige kleine Drüsen. *Cyrilla racemiflora* L. (Fig. 292), *Ceanothus*, *Bauhinia*, *Maurirra* (Melastom.) und viele *Araceen* usw. zeigen gleichfalls mehr oder weniger entwickelte Borsten in den Blattachseln.

In morphologischer Beziehung kann ihnen allerdings bloss die Bedeutung von Trichomen beigelegt werden, was an der schon genannten Rauwolfia zu sehen ist, wo sie tatsächlich auch weiter auf das Blatt hinauftreten.

Die biologische Bedeutung dieser Trichome besteht darin, dass sie die jungen Achselknospen schützen. Teilweise überziehen sie den Raum um die Knospen herum auf die Art von Paraphysen, teilweise schwitzen sie verschiedene Harze und Schleime aus, welche dann die junge Knospe umgeben.

5. Mono-, bi- und trifaciale Blätter.

In dem nun folgenden Aufsatze werden wir uns mit einem Thema befassen, welches eigentlich bisher von den Botanikern ganz unbeachtet gelassen worden ist. Ross, Lindman und Lampa haben zwar die anatomischen Besonderheiten der mono- und bifacialen Blätter, namentlich bei der Familie der *Iridaceen*, untersucht, aber niemand von ihnen hat sich um ihre morphologische Bedeutung gekümmert. Goebel hat diesen Gegenstand nur kurz dort berührt, wo er die Auslegung der schwertförmigen Blätter der Gattung Iris behandelt. Diese seine Auslegung beruht allerdings wieder nur auf ontogenetischer Grundlage und ist deshalb durchweg verfehlt. Erst in der jüngsten Zeit (1903) hat Čelakovský dieses interessante Thema eingehender auch in morphologischer Beziehung behandelt und man muss zugeben, dass der von ihm eingenommene Standpunkt, bis auf einige Details, im Ganzen richtig ist; insbesondere ist es sein Verdienst, dass er die irrigen Ansichten Goebels widerlegt und mit gebührendem Nachdrucke sich gegen den verderblichen Einfluss der ontogenetischen Methode auf die Morphologie verwahrt hat. J. Massart allein akzeptiert dieselbe Auslegung wie Čelakovský.

Die gewöhnlichen flachen und anders veränderten Blätter (Niederblätter usw.) zeigen eine Ober- und Unterseite. Auch die Anordnung der Gefässbündel in solchen Blättern ist immer gleich, indem sie nämlich der Anordnung der Gefässbündel in der Achse entspricht. Hier sind nämlich die Gefässbündel durchweg zur Mittelachse orientiert u. zwar mit dem Xylem nach innen und mit dem Phloëm nach auswärts (zur Rinde). Auch die Gefässbündel im Blatte sind so orientiert, indem alle in der Fläche mit dem Baste der Rücken- und mit dem Holze der Bauchseite sich zuwenden. Van Tieghem wollte auf diesem anatomischen Unterschiede allgemein die Phyllome von den Kaulomen unterscheiden. Mit dieser Methode möchte man aber nicht weit kommen, wie wir noch sehen werden, denn es gibt viele stielrunde, kantige, hohle und auch flache Blätter, welche eine konzentrische Anordnung der Gefässbündel wie die Achsen aufweisen.

Schon früher haben wir bemerkt, dass die Blätter eine anatomisch und morphologisch differenzierte Ober- und Unterseite haben und dass sich die normale Orientierung in dieser Beziehung sofort in das Gegenteil wendet, wenn die Blattlage sich dauernd ändert. Allein in solchen Fällen können wir ohne Ausnahme doch nur eine Vorder- und eine Rückseite unterscheiden. Es gibt aber auch flache Blätter, welche keine solche differenzierte Ober- und Unterseite zeigen, sondern auf beiden Seiten gleichmässig entwickelt sind. Als gewöhnlichstes Beispiel werden in dieser Beziehung die schwertförmigen Blätter der Gattung *Iris* angeführt. Diese Blätter sind flach, beiderseits gleichmässig grün und überhaupt gleich geformt — sie stehen aber mit ihrer Fläche nicht horizontal, sondern vertikal. An der Basis umfassen diese Blätter mit zusammengedrückter Scheide die Achse, auf welcher sie zweireihig angeordnet sind. Die vertikale Spreite kommt also aus dem Scheidenrücken heraus. Goebel hat dieses Gebilde mit den »Blättern« des Laubmooses *Fissidens* verglichen und behauptet, dass die Spreite der Gattung Iris eine blosse Verbreiterung des Scheidenrückens sei und dass durchaus nicht etwa an ein Zusammenwachsen des in zwei Teile zusammengelegten Blattes gedacht werden könne. Hiezu bemerken wir vorerst, dass die »Blätter« von Fissidens überhaupt keine Blätter sind und deshalb in keiner Richtung mit den Blättern von Iris identifiziert werden können, ferner, dass Goebel, wie gewöhnlich, so auch hier es nicht für notwendig befunden hat, die zahlreichen Modifikationen der Blätter nicht nur in der Familie der Iridaceen, sondern auch in anderen, nahen Familien zu vergleichen, was ihn von dem Gegenteile seiner Lehre hätte überzeugen müssen.

Die Gefässbündel sind in der Blattscheide der Gattung *Iris* derart angeordnet, wie es normaler Weise der Fall zu sein pflegt, das heisst, mit dem Xylem nach innen (auf der Bauch-) und mit dem Phloëm nach aussen (auf der Rückenseite) der Scheide. Die Gefässbündel in der Rückenspreite (Fig. 293 *D*) sind zweireihig und ebenso orientiert, wie in der Scheide, nämlich wiederum mit dem Xylem nach innen und mit dem Phloëm nach aussen, was den Eindruck macht, dass die Rückenspreite aus zwei Spreiten zusammengesetzt ist, welche sich an der Bauchseite aneinandergelegt haben und zusammenwuchsen. Schon dieser anatomische Umstand allein bestätigt, dass das ganze Blatt von Iris aus zwei zusammengelegten Hälften der Blattspreite zusammengewachsen ist und dass nur in dem Basalteile beide Spreiten unverwachsen blieben, indem sie derart eine offene Scheide darstellen. Allein wir wollen uns mit diesem anatomischen Beweise nicht begnügen, da wir wissen, dass die Anatomie so oft auf Irrwege verleiten kann und da wir unten noch hören werden, wie auch in den nicht zusammengewachsenen monofacialen Blättern die Orientation der Gefässbündel variabel ist.

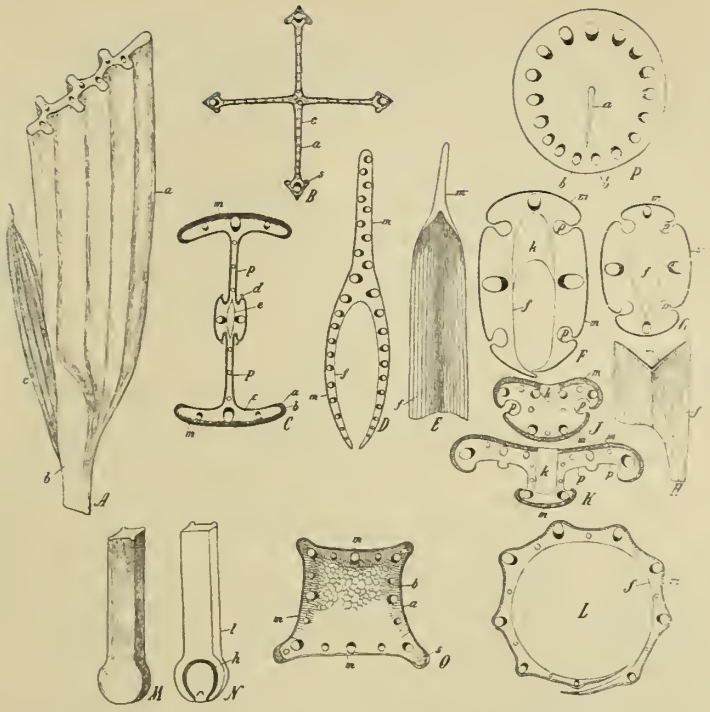


Fig 293. Monofaciale Blätter. A) Tigridia Pavonia, untere Blattpartie, oben abgeschnitten, a) monofaciale Oberfläche, b) Scheide, c) junges Blat; B) Acidanthera platypetala, Blattquerschnitt, s) Sclerenchym, a) Epidermis. c) Schwammparenchym; Geirorhiza ixioides, Blattquerschnitt, m) grüne Oberfläche, a) Epidermis, b) Palissadengewebe, d) Anhängsel, c) Schwammparenchym, e) Höhlung; D) Iris germanica, Blattquerschnitt, f) Innenseite der Scheide, m) monofaciale Spreite; E) Iris maricoides, f) grüne Bauchseite, m) blasse (monofaciale) Rückenseite; F, G) Romulea Bulbocodium, Blattquerschnitte (F unten, G oben), f) Innenseite (Bauchseite) der Scheide, k) dünnwandiges, totes Parenchym, m) grüne Rückenseite, p) blasse Kanälchen; H) Iris Danfordiae, Blattpartie, f) blasse Rückenseite, m) grüne Bauchseite; J, K) Crocus vernus, Blattquerschnitte (J oben, K unten), m) grüne monofaciale Oberfläche, p) blasse Streifen, k) totes Parenchym; L) Iris Xiphium, Blattquerschnitt, m) grüne Rückenseite, f) blasse Bauchseite; M, N, O) Iris Wartani (M, N, untere Blattpartie, O) Blattquerschnitt), h) fleischige Schuppe, die die Innenknospe einhüllt, l) vierkantiges, monofaciales Blatt, s) Sclerenchym, m) grüne, monofaciale Oberfläche, b) Palissadengewebe, a) Epidermis; P) Convallaria majalis, Stielquerschnitt des inneren Blatts, a) Höhlung, b) kleinste Bündel, welche die Zusammenwachsungsstelle bezeichnen. (Original.)

Solche (schwertförmige oder reitende) Blätter sind in zahlreichen Gattungen der *Iridaceen* (bei Gladiolus, Sisyrinchium, Babiana, Libertia, Watsonia, Diasia, Lapeyrousia, Antholyza u. a.), aber auch in der Familie der *Liliaceen* (bei Tofieldia, Narthecium), dann der *Amaryllidaceen* (Anigosanthus, Phlebocarya, Conostylis), der *Araceen* (Acorus), der *Orchidaceen* und allgemein in der Familie der *Xyridaceen* verbreitet.

Bevor wir ähnliche Fälle in anderen Familien vergleichen werden, wollen wir noch unsere Aufmerksamkeit den Blättern verschiedener Arten der Gattung *Iris* selbst und anderer Gattungen der Iridaceen zuwenden. Die Gattung *Iris* bietet uns einen glänzenden Beweis dafür, dass wir uns die reitenden Blätter nur durch das Zusammenwachsen beider Hälften des zusammengelegten Blattes vorstellen müssen. Die Arten *I. Danfordiae* Bak. (aus Cilicien) und *I. Sindjarensis* Boiss. Hsskn. (aus Mesopotamien) besitzen flache, bifaciale, in der Hälfte zusammengelegte Blätter mit einer

Ober- und Unterseite, wie bei den gewöhnlichen Blättern. Die beiden in der Jugend zusammengelegten, später rinnenförmigen Hälften sind bis zur Spitze frei. *I. maricoides* Regel (aus Buchara) hat auch bifaciale, rinnenförmige Blätter, aber am Ende verwachsen die beiden, zusammengelegten Hälften desselben zu einer langen, von den Seiten zusammengedrückten, monofacialen Spitze (!). Stellen wir uns nun vor, dass dieses Zusammenwachsen weiter zur Blattbasis geht, so erhalten wir das reitende Blatt der *Iris germanica*. Einzig und allein das, was wir oben bezüglich der *I. maricoides* angeführt haben, muss jedem denkenden Menschen hinreichen, um die Bedeutung der reitenden Blätter bei der Gattung *Iris* zu begreifen.

I. Xiphium (Fig. 293 *L*) besitzt Blätter, welche dem Anscheine nach rund sind. Tatsächlich sind es aber flache, bifaciale, jedoch zu einem Röhrchen zusammengerollte Blätter mit bis zur Spitze freien Rändern. An der Oberfläche (also an der Rückseite) sind sie grün und rippig, innen blass, mit zarter Oberhaut, fast ohne Spaltöffnungen. Auch hier ist also das Bestreben des ursprünglich bifacialen Blattes angedeutet, sich in ein monofaciales zu verwandeln. Dieses Bestreben hat sich in der Gattung *Moraea* (Iridaceen) realisiert, indem daselbst faktisch die Blätter auch flach, scheidenförmig, aber am Ende häufig röhrchenförmig zusammengerollt sind, bis sie endlich bei einigen Arten (M. tripetala Ker. aus Natal) zu einer runden, der Länge nach gefurchten und gerippten, steifen Spreite zusammenwachsen. Ähnlich verhalten sich die Dinge bei der Art *Homeria elegans* Sw.

Es kommen auch Arten von *Iris* vor, welche in ähnlicher Weise gleich ober der scheidigen Basis selbst eine rundliche, monofaciale, der Länge nach gefurchte und rippige (I. Bakeriana Forst.) oder gar scharf vierkantige Spreite (I. reticulata Bieb., I. Histrio, I. Wartani Forst., Fig. 239, M—N) zeigen. Die letztgenannte Art bildet eine Zwiebel, welche eine einzige, fleischige Schuppe besitzt. Die zwei vierkantigen Blätter umfassen die junge Knospe in der Achsel der häutigen Schuppen der ersten (blühenden) Achse so vollkommen, dass sie terminal zu sein scheinen. Die Scheide an der Basis ist ringsum vollkommen geschlossen und zeigt nirgends eine Öffnung. An der Blattoberfläche befindet sich unter der Epidermis durchweg Palissadengewebe und alle Gefässbündel sind konzentrisch orientiert. Hier haben wir gewissermassen die entfernteste Form der durch Verwachsung der Spreite entstandenen monofacialen Blätter, denn auch die Scheide ist nicht mehr offen. In diesem Extrem könnten wir allerdings das Blatt der *I. Wartani* mit jenem von *Juncus communis*, wo der status praesens dasselbe Bild bietet, vergleichen. Aber hier müssen wir bei Iris notwendigerweise die Zusammenwachsung voraussetzen, weil in der Verwandtschaft allmähliche Übergänge vorkommen, während bei dem genannten Juncus im Gegenteile allmähliche Übergänge vom verdickten zum flachen Blatt vorhanden sind, wie es noch erläutert werden

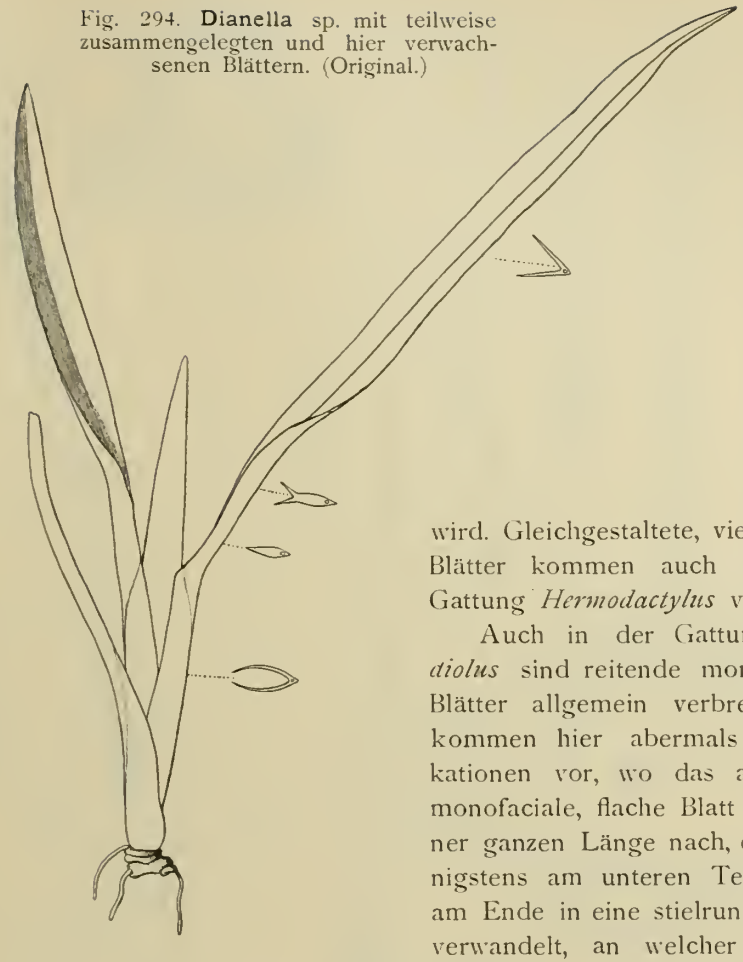


Fig. 294. **Dianella** sp. mit teilweise zusammengelegten und hier verwachsenen Blättern. (Original.)

wird. Gleichgestaltete, vierkantige Blätter kommen auch bei der Gattung *Hermodactylus* vor.

Auch in der Gattung *Gladiolus* sind reitende monofaciale Blätter allgemein verbreitet. Es kommen hier abermals Modifikationen vor, wo das aufrechte monofaciale, flache Blatt sich seiner ganzen Länge nach, oder wenigstens am unteren Teile, oder am Ende in eine stielrunde Form verwandelt, an welcher wieder, und zwar in noch erhöhtem Masse, Rippen und zwischen denselben Furchen hervortreten (z. B. bei Gladiolus tristis L.). Auf diese Form werden wir noch weiter zu sprechen kommen.

Auch bei *Romulea* (Fig. 293, F, G) sind die Blätter an der Basis so wie bei Gladiolus scheidenförmig, mit einer monofacialen, rundlichen, vierrippigen und vierfurchigen Spreite.

Wie wir schon bemerkt haben, sind die reitenden Blätter auch in anderen Familien verbreitet. In der Familie der *Liliaceen* haben wir zwei Beispiele zur Hälfte reitender Blätter; es sind dies die Gattungen *Phormium* und *Dianella* (Fig. 294). Hier umfasst die zusammengedrückte Scheide die nachfolgenden Blätter auf ähnliche Weise, wie bei *Iris*. Und wie bei *Iris* ist der Scheidenrücken im oberen Teile zu einer monofacialen, aufrechten, flachen Spreite erweitert, wie in den Durchschnitten angedeutet ist. Allein diese Spreite öffnet sich weiter von neuem zu einer bifacialen und rinnenförmigen, am Ende zuletzt flachen Form. Es kann vielleicht keinen

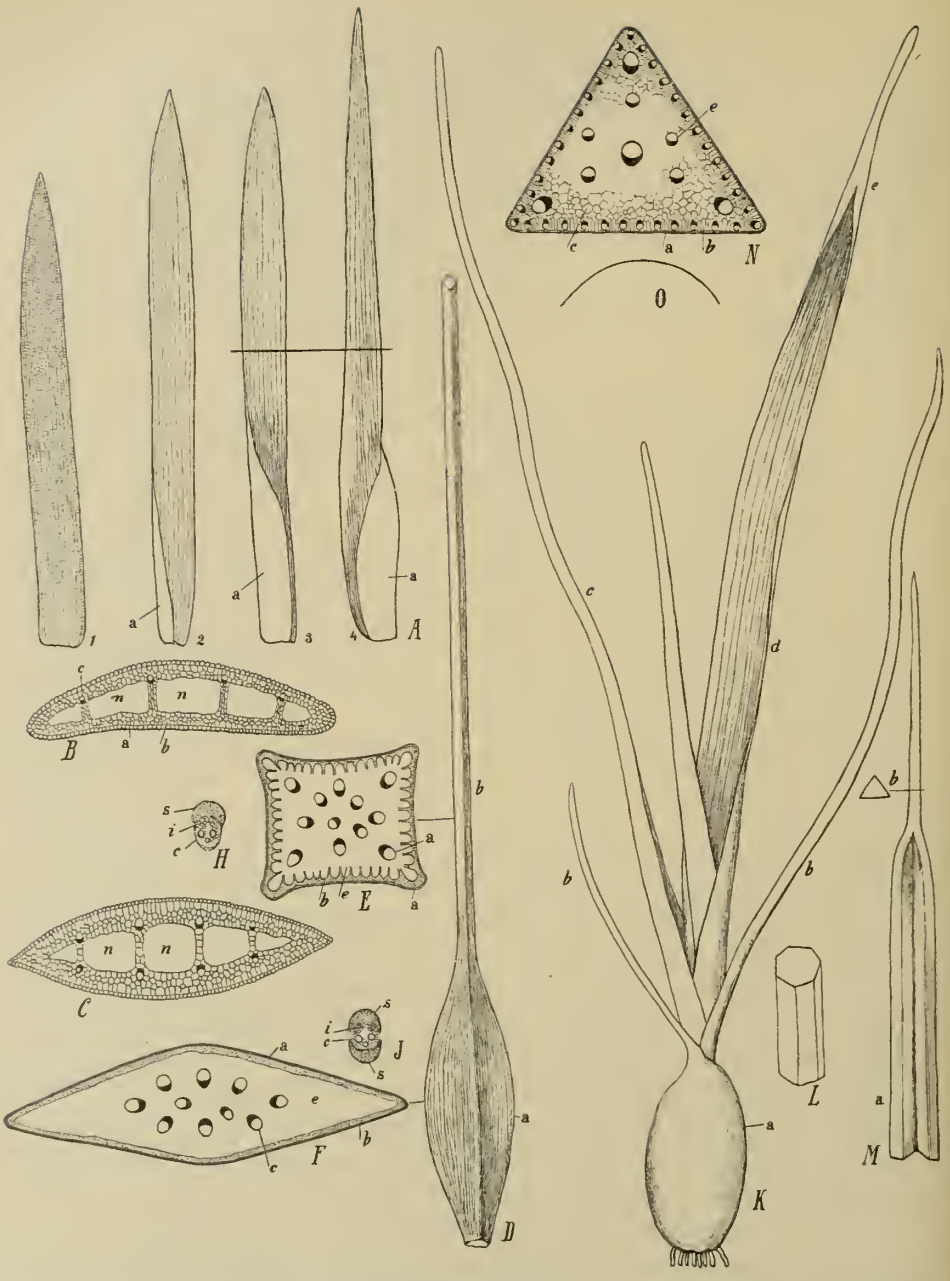


Fig. 295. Monofaciale Blätter. A, B, C) Philydrum lanuginosum, a) Entwicklung der Scheide, B) Querschnitt des Blattes (3), C) Querschnitt des Blattes (4); a) Epidermis, b) Schwammparenchym, n) Lufthöhlungen. D) Xanthorrhoea quadrangulum, Blatt oben vierkantig, unten verflacht, E, F) die zugehörigen Querschnitte, a) Epidermis, b) Sclerenchym, e) Grundgewebe; H) ein Gefässbündel zu Fig. E, s) Sclerenchym, i) Weichbast, c) Holz; J) Gefässbündel zu Fig. F. K) Asphodelus ramosus, a) Zwiebel, b) stielrunde, e, d) flache, oben stielrunde Blätter. M) Eriophorum angustifolium, unten flaches, oben dreiseitiges Blatt. O) Blattquerschnitt von Butomus umbellatus, a) Epidermis, b) Palissadengewebe, c) Parenchym, e) Gefässbündel. (Original.)

sprechenderen Beleg dafür geben, wie wir uns die reitenden Blätter erklären sollen. Was wir dort theoretisch vorausgesetzt haben, liegt hier in der Wirklichkeit vor den Augen.

Ein nicht minder glänzender Beweis für die Richtigkeit unserer Aufklärung der reitenden Blätter in der Gattung *Iris* erbringen uns die Blätter der Art *Philydrum lanuginosum* Banks. Es ist dies eine australische Sumpfpflanze aus der kleinen Familie der *Philydraceen*. Die junge Pflanze beginnt mit linealen, bis zur Basis flachen, bifacialen Blättern (Fig. 295, A). Die folgenden Blätter sind ebenfalls flach, aber an der Basis beginnt sich ein Rand mehr umzubiegen (*a*), so dass eine einseitige Scheide entsteht. Auf den weiteren Blättern biegt sich jener Rand bis zum zweiten Rand hinüber und reicht so fast bis zur Hälfte des Blattes (4), so dass eine vollkommene, zusammengedrückte Scheide entsteht. Nach diesen Blättern folgen aber monofaciale (!) Blätter, welche lediglich an der Basis eine offene Scheide besitzen. Der übrige Spreitenteil jedoch ist ganz, zusammengedrückt, bedeutend dicker als bei den vorangehenden Blättern und zeigt äusserlich eine deutliche Rückseite. Da ist nun nicht der geringste Zweifel, dass diese Spreite durch das Zusammenwachsen der übereinandergelegten Blatthälften entstanden ist. Und zwar erfolgte hier das Zusammenwachsen nicht von der Spitze herunter, sondern im Gegenteil von der Basis aufwärts zur Spitze. Dies wird auch sehr anschaulich durch den anatomischen Durchschnitt beider Spreiten (*B, C*) bestätigt: das Blatt (3, B) stellt sich uns auf dem Durchschnitte tatsächlich als bifacial dar, denn diese Gefässbündel sind bloss in eine Reihe gestellt, dem Rücken zugeneigt und mit dem Xylem zur Oberseite hin orientiert. Auf dem Blattdurchschnitte (*C*) aber sehen wir beide Seiten ausgewölbt und zwei Reihen mit dem Xylem zur Blattachse orientierter Gefässbündel — natürlicherweise so, weil dieser Durchschnitt aus zwei Teilen (*4*) entstanden ist.

Es wird wohl schon überflüssig sein, noch weitere Beweise für die Richtigkeit unserer Auslegung der reitenden Blätter zu sammeln; untersuchen wir weiter alle Fälle, wo sich die monofacialen Blätter vorfinden. Walzenförmige, kantige, röhrchenförmige, rundliche, ellipsoidische, flache, monofaciale Blätter sind im Pflanzenreiche sehr verbreitet. In der Familie der *Crassulaceen*, *Mesembryanthemaceen*, *Juncaceen*, *Orchidaceen* und in noch manch' anderen Familien sind solche Blätter häufig.

Die gewöhnlichste Form pflegt die rundliche, walzenförmige verlängerte zu sein (Juncus communis, Calothamnus lateralis Lal., Cladium teretifolium B., Xerotes turbinata Endl., zahlreiche Proteaceen usw.). Alle diese Fälle dürfen nicht mit jenen monofacialen Blättern identifiziert werden, welche durch Zusammenwachsen entstanden sind, wie es Čelakovský getan hat, welcher die Ansicht aussprach, dass überhaupt alle monofacialen Blätter durch Zusammenwachsung entstanden sind. So behauptet er insbesondere, dass auch die bekannten stielrunden Blätter des *Juncus communis* und seiner Verwandten auf diese Weise entstanden seien. Wenn wir jedoch die Blattspreiten verschiedener Juncusarten vergleichen, so finden wir hier alle Übergänge zwischen dem flachen und vollständig stielrunden Blatte. Ja, bei *J. lamprocarpus* (Fig. 284 *E*) sehen wir deutlich, dass die Spreite

an der Basis noch eine flache Rinne zeigt, während die Spreite in ihrem oberen Teile im Durchschnitte vollkommen elliptisch ist. Dasselbe findet bei einigen Arten der Gattung *Allium* statt. *A. Schoenoprasum* u. a. haben allerdings eine vollkommen stielrunde, innen hohle Spreite, allein es gibt Arten, deren Spreiten unten stielrund und nach oben hin allmählich verflacht sind (*A. narcissiflorum*, *A. margaritaceum*). Die Blätter der australischen *Xanthorrhoea quadrangulum* F. M. sind überaus hart, lang, der ganzen Länge nach vollkommen vierkantig und monofacial (Fig. 295 *D—F*). Wenn wir aber verfolgen, auf welche Weise die Spreite in die breite, basale Scheide übergeht, so sehen wir, dass dieser Übergang hier ein allmählicher ist, indem aus den Rändern, dann aus dem Bauch- und Rückenkiel Kanten entstanden sind. Die Blätter von *Eriophorum gracile* sind ebenfalls monofacial-dreikantig. Bei genauerer Beachtung der Blätter von *Eriophorum angustifolium* (Fig. 295 *M*), *Scirpus maritimus* und *Cladium Mariscus* sehen wir, dass das Blatt bifacial-flach, am Ende jedoch monofacial-dreikantig ist. *Cladium teretifolium* hat gar die ganzen Blätter vollkommen monofacial-stielrund. *Butomus umbellatus* hat die Blätter unten monofacial-dreiseitig und an der Spitze bifacial-flach. *Kniphofia Sandersii* (Liliac.) hat die Blätter unten bifacial-rinnenförmig und am Ende allmählich gleichseitig dreieckig.

Alle diese Beispiele und eine Unzahl anderer, die wir noch anführen könnten, beweisen, dass die stielrunden Blätter zweifellos lediglich durch die Verdickung der ursprünglich flachen Spreite entstanden sind, denn nirgends finden wir eine Spur von Verwachsung und die zahlreichen Übergänge in die flache Form legen dafür am besten Zeugnis ab. Manchmal können sogar die einfach verdickten Spreiten auch die verflachte und aufrechte Form annehmen, so dass sie sehr an die reitenden Blätter von Iris erinnern, so z. B. bei der nordamerikanischen *Pleea tenuifolia* Mchx. (Liliac.). Es empfiehlt sich daher, bei der Beurteilung der monofacialen Blätter vorsichtig zu sein.

Es mag nun aber das monofaciale Blatt durch Verwachsung oder Verdickung entstanden sein, so hat es immer die gleiche Anordnung der Gefässbündel und überhaupt eine gleiche anatomische Zusammensetzung. Alle Gefässbündel nämlich sind zu der eigenen Mittelachse konzentrisch orientiert (das Phloëm nach aussen und das Xylem nach innen) — also ganz analog, wie bei den Achsen, woraus folgt, dass die anatomische Zusammensetzung des Blattes für morphologische Auslegungen ungeeignet ist. Ja, manchmal können wir sehen, wie in dem flachen, bifacialen Blatt die Gefässbündel zur Achse, auf welcher das Blatt steht, orientiert sind, in dem monofacialen Teile desselben Blattes aber beginnen sich die Gefässbündel konzentrisch anzuordnen. Ein solches Beispiel haben wir am *Butomus umbellatus* (Fig. 295 *O*). Die früher beschriebene Art *Xanthorrhoea quadrangulum* hat in dem vierkantigen Teile die Orientierung der Gefässbündel durchweg konzentrisch, aber auch in der bifacialen Scheide sind

die Gefässbündel konzentrisch angeordnet, nur mit dem Unterschiede, dass die Sclerenchympartie das Bündel beiderseits umgibt.

Dass die Gefässbündel sich durch die Lage sofort ändern, wenn das Blatt eine runde Form annimmt und dass sie überhaupt durch ihre Lage den morphologischen Verhältnissen nicht immer entsprechen, dafür können wir auch an den flachen Blättern zahlreiche Belege finden. Wir verweisen in dieser Beziehung auf die Arbeiten von Ross und Čelakovský.

Wir haben schon früher bemerkt, dass die monofacialen Blätter gewöhnlich durch die Zusammenwachsung des kappenförmig zusammengefalteten oder eingerollten Spreitenendes entstehen. Diese Erscheinung, wenn auch nur in beschränktem Masse, das heisst so, dass nur die Blattspitzen zu einer monofacialen, runden Form zusammenwachsen, ist im Pflanzenreiche ungewöhnlich häufig. Ganz besonders verbreitet ist sie unter den Monokotylen. Ein hübsches Beispiel haben wir am *Asphodelus ramosus* (Fig. 295 *K*). Hier sind die ersten Blätter an der jungen Pflanze vollkommen stielrund, monofacial, nur die Scheide ist bifacial. Die weiteren Blätter aber haben eine flache, bifaciale, am Ende in eine lange, kappenförmig zusammengewachsene Spitze zusammengezogene Spreite. Je näher den untersten, stielrunden sich diese Blätter befinden, eine desto längere runde Spitze zeigen sie, so dass kein Zweifel besteht, dass sie durch Zusammenwachsung der eingerollten Spreite entstanden sind. Ganz ähnliche Blätter besitzt das afrikanische *Ornithogalum virens* Lndl. und *O. barbatum* Icq.

Gewissermassen eine blosse Andeutung des eben geschilderten Processes finden wir bei der amerikanischen Art *Calochortus uniflorus* H. A. (Liliac.), wo zwar die Blätter bifacial flach und überhaupt unverwachsen, aber der Länge nach rund eingerollt sind, so dass die Spitze röhrchenförmig, aber nicht zusammengewachsen ist. Dabei ist die Bauchseite blass und die Rückenseite sattgrün.

Gagea lutea, *Clintonia udensis*, *Aletris farinosa*, *Anthericum Wilmsii* Diels, *Doryanthes Palmeri*, *Yucca filamentosa*, *Dracaena fragrans*, *Musa sapientium*, *Epipactis latifolia* u. s. w. haben durchweg flache, in eine kappenförmig zusammengezogene und rund zusammengewachsene Spitze endigende Blätter. Es sind dies ausnahmslos monokotyle Arten, während bei den Dikotylen eine monofaciale Kappe zu den Seltenheiten angehört. Mir ist vorläufig bloss ein Beispiel an *Scorzonera humilis* bekannt.

Wenn man verfolgt, wo sich überall bei den Monokotylen eine monofaciale Kappe bildet, so muss uns bald der Zusammenhang dieser Eigenschaft mit dem Mangel einer Ligula auffallen. Soweit es mir möglich war, es zu konstatieren, erscheint die monofaciale Kappe überall dort, wo die Blätter einfach (ohne Ligula) sind, während zweigliedrige (mit Ligulen versehene) Blätter monofaciale Kappen nicht bilden. Die Spreite kann zwar verschiedenartig zusammengesetzt, gerollt (so bei den Gräsern), ja auch am Ende zusammengezogen sein, allein nirgends verwächst sie zu einem

längeren, runden Ende. *Potamogeton lucens*, welcher eine Achselligula besitzt, pflegt bei einigen Varietäten mit einer langen Spitze an den Blättern versehen zu sein; diese Spitze entstand aber nicht durch eine kappenförmig zusammengezogene Spreite, sondern durch eine auslaufende Mittelrippe, welche sich sodann auch einigermassen gleichmässig abrundet. Ich bin nicht in der Lage, diesen Gegenstand näher auseinanderzusetzen, kann auch eine feste Meinung hierüber nicht aussprechen, weil ich leider kein grösseres Material zur Hand habe, jedenfalls aber ist die Sache sehr interessant und deshalb empfehle ich sie der ferneren Aufmerksamkeit. Auch bei den Dikotylen sollten die hier einschlägigen Details näher ermittelt werden.

Sowohl die mono- als auch die bifacialen Blätter zeigen bei den Monokotylen noch einige sonderbare Wandlungen, welche wir hier näher behandeln wollen, obzwar wir vermuten, dass durch das weiter unten Gesagte die Reihe dieser eigentümlichen Modifikationen keineswegs erschöpft ist.

Die reitenden, monofacialen Blätter einiger *Iridaceen* zeigen an der Spreite oberhalb der Hauptnerven hohe, flache Leisten, so dass das Blatt das Aussehen eines mehrspreitigen gewinnt. Lindman hat sie deshalb »vielflächige« Blätter genannt. Čelakovský bezeichnet sie einfach als »faltig«. Ein Beispiel hiefür gibt uns die brasilianische *Alophia pulchella* Herb. Eigentümlich ist hiebei, dass die Oberfläche dieses Blatts, obzwar sie im wesentlichen nur einer, (der Rücken-) Seite des Blattes entspricht, dennoch in satt- und mattgrüne, auch anatomisch verschiedene Partien differenziert ist, je nachdem, ob die Oberfläche sich an die Xylem- oder an die Phloëmseite der Gefässbündel anlegt. Ross führt ein ähnliches Beispiel bei *Cypella Herberti* Herb. und *C. gracilis* Bak. an.

Aber auch die gewöhnliche, in allen Gärten kultivierte *Tigridia Pavonia* (Fig. 293, A) hat in ähnlicher Weise ausgebildete Blätter. Sie sind ziemlich breit, grün, schwertförmig, beiderseits durch 3—5 hervorstehende Leisten faltig. Die Leisten stehen ebenfalls über den Hauptnerven. Es ist selbstverständlich, dass im diesem Falle, wie in den vorhin erwähnten die beschriebenen Leisten nur als Erhöhungen der Spreite selbst aufgefasst werden müssen und keineswegs etwa als irgend eine Zusammenwachsung der Spreite. Die südeuropäische Iridacee *Romulea Bulbocodium* besitzt steife, fast borstenförmige Blätter, welche in der oberen Partie im Durchschnitte vollkommen elliptisch erscheinen (Fig. 293, F, G). In der Mitte *(f)* befindet sich ein totes, zartes, dünnwandiges Gewebe, welches später zerreisst und verschwindet, wodurch ein Mittelkanal entsteht. Durch diese Spreite laufen 4 starke, kreuzweise gestellte und konzentrisch orientierte Nerven. Oberhalb dieser Nerven treten — wieder wie bei der Tigridia — grosse, viel breitere Leisten hervor, so dass zwischen 4 Leisten 4 tiefe Furchen entstehen. Die Epidermis und die anatomische Einrichtung dieser Furchen entspricht der biologischen Unterseite der gewöhnlichen, bifacialen Blätter, während die Rippen sattgrün sind — also die Oberseite des bifacialen Blattes darstellen.

Diese ganze Spreite der *Romulea* ist aber durch Zusammenwachsung (wie bei Iris) monofacial geworden, denn an der Basis übergeht sie in eine flache, offene Scheide. Weil das Innere der Scheide der morphologischen Bauchseite des ursprünglich flachen und bifacialen Blattes entspricht und weil die, durch Zusammenwachsung entstandene monofaciale Spreite sich in grüne und matte Partien scharf differenziert hat, so haben wir eigentlich ein trifaciales Blatt vor uns.

Es ist sehr interessant, zu verfolgen, wie überall dort, wo das Blatt monofacial geworden ist, um den biologischen Umständen zu entsprechen, es sich von neuem bemüht, eine geschützte Schatten- und eine Lichtseite zu bilden, wenn nicht etwa zufällig eine andere anatomische Schutzeinrichtung an der ganzen Blattoberfläche durchgeführt ist (z. B. versenkte Spaltöffnungen in einer stark entwickelten Epidermis u. a.).

Ebenso wie *Romulea*, haben sich viele Arten der Gattung *Gladiolus* eingerichtet, deren monofaciale Spreiten gleichfalls eine runde Gestalt (mit vier steifen Rippen und zwischen ihnen mit vier tiefen Furchen) angenommen haben. Auch hier differenzieren sich die Rippen in lichte und die Furchen in matte Flächen an der ursprünglich monofacialen Oberfläche. Bei *Acidanthera platypetala* Baker (in Natal) und einigen Arten der Gattung *Gladiolus* tritt eine monofaciale, schwertförmige, aus 4 breiten, kreuzweise gestellten Flügeln zusammengesetzte Spreite (Fig. 293, B) auf. An den Enden der Flügel befindet sich ein mächtiger Nerv, welcher konzentrisch orientiert ist, in den Flügeln sind einige schwache Nerven und in der Mitte sehen wir zwei grössere und zwei kleinere. Unter der Epidermis der Flügel befindet sich gleich das Schwammparenchym. Palissadengewebe habe ich nirgends gefunden (an gekochtem Herbarmaterial). Die Spreite pflegt in der Regel durch Torsion mehr oder weniger verdreht zu sein. Es sind das gewiss merkwürdige Blätter.

Allein auch die Blätter des gemeinen *Crocus* zeigen eine eigentümliche Diffenzierung der Licht- und Schattenseite an der ursprünglich bifacialen Spreite. Die Blätter sind hier unbestreitbar normal flach, bifacial, allmählich in eine basale Scheide übergehend.*) Unten (z. B. bei *Crocus vernus)* ist die Spreite ziemlich breit flach, an der Bauchseite normalerweise sattgrün, mit Palissadengewebe versehen (Fig. 293 *I*, *A*). In der Mitte verläuft ein weisser Streifen, welcher, wie bei der Romulea (Fig. 293 *F*, *k*) aus totem, zuletzt verschwindendem Gewebe zusammengesetzt ist, woraus schliesslich ein Kanal entsteht. Dieses tote Gewebe verursacht die weisse Farbe des Mittelstreifens. Auf der unteren (Rücken-) Seite ist das Blatt blass und wie überhaupt alle anderen Blätter mit Spaltöffnungen und Schwammgewebe versehen. Aber über der Mittellinie wächst eine starke Rippe, welche bedeutend breiter wird, 2 stattliche Nerven und an der

*) Warum Čelakovský auch hier ein Zusammenwachsen annimmt, ist mir unbegreiflich, denn die Sache liegt hier doch sehr einfach.

Oberfläche Palissadengewebe ohne Spaltöffnungen in der Epidermis enthält. Dieser Kiel verhält sich also ebenso, wie die Blattoberseite. Das Blattende verschmälert sich zu einer runden Spitze, welche auf der ganzen Oberfläche grün und mit nur zwei Furchen (*I*), gleichsam einem Überreste der Unterseite, versehen ist. Das trat deshalb ein, weil der Kiel an der Blattunterseite bedeutend breiter geworden ist. Die Blätter vieler Crocus-Arten sind überhaupt ganz auf diese Weise borstenförmig-rund. An der Unterseite des flachen Blattes sehen wir zwei stärkere Seitennerven und über denselben hervortretende Rippen *(K)*. Denken wir uns nun, dass auch diese zwei Rippen so erstarken würden, wie die Mittelrippe, ferner, dass die Blattränder sich statt nach hinten nach vorn umbiegen würden, so erhalten wir die getreue Gestalt der Romuleascheide (Fig. 293 *F*).

Auch bei der südafrikanischen *Geirorhiza ixioides* Schltz. (aus der Verwandtschaft der Gattung Gladiolus) bemerken wir die Entwicklung von Licht- und Schattenstreifen an der monofacialen, aufrechten Spreite, welche mit einer offenen Scheide, wie bei Gladiolus, die Achse umfasst. Diese Spreite (Fig. 293 C) zeigt wiederum eine abenteuerliche Gestalt. Der flache Teil *(p)* ist auf beiden Seiten gleich blass, mit einigen schwachen Adern, in der Mitte jedoch beiderseits mit mächtig entwickelten Rippen, welche je ein starkes Gefässbündel enthalten. Zwischen beiden liegt eine Höhlung *(e)*. Die Ränder dieser Blattspreite tragen eine senkrechte Spreite *(m)*, welche in der Mitte abermals einen stattlichen Nerv enthält und an der Aussenseite unter der Epidermis Palissadengewebe zeigt — also eine grüne Lichtseite. Unter dem Palissadengewebe, sowie unter der unteren Epidermis und in der ganzen Mittelspreite unter der Epidermis befindet sich Schwammparenchym.

Merkwürdigen Veränderungen, aber wieder in anderer Form, als wir dieselben bisher kennen gelernt haben, sind die Blätter der dikotylen Familie der *Ericaceen* (im weiteren Sinne dieses Wortes) unterworfen. In anatomischer Beziehung wurde diesen Pflanzen bereits hinreichend Aufmerksamkeit gewidmet (von Ljungström, Vesque, Niedenzu, Breitfeld, Drude), weniger jedoch erforscht sind ihre morphologischen Beziehungen. Wie anderwärts, bildet die Grundlage ein einfaches, flaches, bifaciales, gewöhnlich mit einem kurzen Stiele versehenes Blatt. Solche Blätter besitzen z. B. die Gattungen *Rhododendron* und *Rhodora*. Aber schon hier rollen sich in der Jugend die Spreitenränder nach unten ein. Diese Einrollung wird weiterhin bei zahlreichen Gattungen zu einer stabilen Eigenschaft das ganze Leben des Blattes an der Pflanze über; die Blätter sind, kurzgesagt, immer mit ihren Rändern stark nach hinten umgeschlagen *(Ledum palustre, Azalea procumbens, Phyllodoce* u. a. m.). *Menziesia empetriformis* Sw., *Phyllodoce taxifolia* Slsb. u. a. tragen bereits stark lineale, fast flache Blätter, auf welchen infolge der starken Umstülpung der Blattränder an der Unterseite nur ein schmaler Streifen der blassen Unterseite erübrigt. Die gemeine *Erica carnea*, sowie fast alle

Arten dieser Gattung überhaupt, die Gattung *Salaxis*, *Philippia Goudotiana* Kl., *Blaeria purpurea* usw. zeigen schliesslich die Blätter so verändert, dass sie die Form kurzgestielter Nadeln erhalten, welche stark zusammengedrückt oder auf der Rückenseite ein wenig convex, ringsum monofacial sattgrün und nur auf dem Rücken (unterseits) mittels einer zarten Linie in der Mitte bezeichnet sind. Diese Linie ist eine überaus schmale Ritze, welche in einen verbreiterten, von, aus den Wänden herauswachsenden Härchen ausgefüllten Kanal führt. Hier ist also die Respirationsfläche durch die eingebogenen Blattränder vor dem Einflusse äusserer Faktoren geschützt. Die ganze übrige Fläche enthält Palissadengewebe und ist der Assimilation dienlich. In biologischer Hinsicht haben wir da also wieder dieselbe Idee durchgeführt, wie bei den Gattungen *Casuarina*, *Romulea*, *Gladiolus* u. a. Bei *Calluna vulgaris* sind die Blätter dreiseitig, unten pfeilförmig in Öhrchenform verlängert, aber auf dem Rücken mit einer ähnlichen Furche gekennzeichnet.

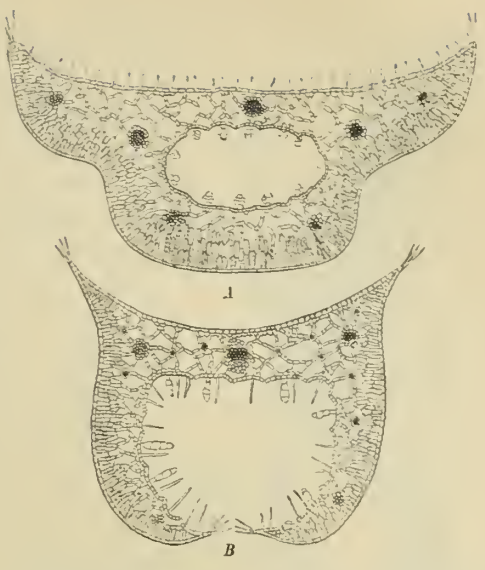


Fig. 296. Querschnitte durch Blätter der **Cassiope Redowskii** (A) und **C. selaginoides** (B). (Nach Niedenzu.)

Diese Blattform ist in der Familie der *Ericaceen* gleichsam allgemein stabilisiert. Aber die biologische Adaptation geht hier noch weiter. Es geschieht nämlich, dass ein derlei, ursprünglich nach hinten eingerolltes Blatt sich wie ein einfaches und flaches verhält. Es verändert sich nämlich die gewölbte Rückenseite in eine grüne Licht- und die innere Bauchseite in eine blasse Schattenseite, weil das Blatt sich an den Zweig anlegt. So etwas finden wir schön an *Cassiope ericoides* und *C. selaginoides* (Fig. 296). Hier besitzt tatsächlich die Bauchseite kein Palissaden-, sondern nur ein Schwammgewebe. Und *Cassiope Redowskii* Ch. Schl. zeigt ausserdem an der Bauchseite Härchen, während die Rückenseite kahl ist und die sich berührenden Ränder auf dem Rücken zusammengewachsen erscheinen, so dass sich im Innern bloss ein Kanälchen befindet! Auch auf einer nicht näher bestimmten Art der Gattung *Simpiesa* (Südafrika) finden wir auf der Blattunterseite dichte Haare, während die Bauchseite kahl ist.

Hier liegt uns also der bemerkenswerte Fall vor, wo das ursprünglich bifaciale, aber durch Umschlagung monofaciale Blatt neuerdings flach und bifacial wird! Es bildet von neuem eine Licht- und Schattenseite, obzwar die blasse Unterseite sich schon im Kanälchen verbirgt. Wir haben

Fig. 297. **Aglaonema commutata**, ein Blatt, bei (b) mit offener Scheide, welche bei (a) in einen Stiel verwächst, oben aber wieder sich öffnet. (Original.)

hier also den fast unglaublichen, aber tatsächlich vorhandenen Fall von trifacialen Blättern. Es taucht hier abermals die im ersten Teile bereits ausgesprochene Grundidee auf, dass jedes Pflanzenorgan stets die gleiche Gestalt annimmt, wenn dieselbe zu einer bestimmten biologischen Funktion notwendig ist, es mag ihre morphologische Bedeutung welche immer sein.

Die von uns an dem teilweisen Zusammenwachsen der zusammengelegten Blätter bei den Gattungen *Dianella* und *Phormium* beobachtete Erscheinung kehrt in noch höherem Masse an den Blattstielen der verschiedenartigsten Pflanzen wieder. Die Blattstiele sind der verschmälerte Blatteil und sitzen, wie schon oben auseinandergesetzt worden ist, auf der Achse mittels kurzer oder breiter Insertion. Im letzteren Falle sind sie am Grunde zu einer umfassenden Scheide verbreitert, namentlich dann, wenn sie die Achse mit ihrem ganzen Umfange umfassen. Die Verbindung der Scheide mit dem Blattstiele und dieses mit der Spreite ist verschieden. Als ursprüngliche Form ist jene anzusehen, in welcher die offene Scheide allmählich in den rinnenförmig-offenen Blattstiel übergeht und dieser sich allmählich zu einer Spreite ausbreitet. Ein Beispiel hiefür hat man an den Blättern der Gattungen *Musa, Curculigo* u. a. Allgemein pflegt dies der Fall zu sein bei den dikotylen, scheidenlosen Blättern.

Eine grosse Anzahl von Blättern besitzt runde, furchen- und rinnenlose Blattstiele, welche sich plötzlich zu Spreiten verbreitern; so sehen wir diese Art der Blattgestaltung bei den *Araceen*, wo manchmal auch die Spreite an der Basis mit ihren basalen Rändern schildförmig zusammenwächst, so dass der Blattstiel an der Unterseite der Spreite ausmündet (*Alocasia, Remusatia, Caladium. Steudnera* u. s. w.). Die Scheide endigt in einem solchen Falle mit einer einfachen Ligula in der Mediane oder mit zwei Nebenblättern, wie es schon dargelegt wurde.

Auf den ersten Blick könnte es scheinen, dass es sich hier um einen verdickten Blattstiel handelt, es ist dies aber nicht der Fall, wie uns verschiedene Übergangsformen überzeugen werden. Am belehrendsten ist in dieser Beziehung die Art *Aglaonema commutata* Miq. Hier ist die Scheide mit ihrem ganzen Umfange umfassend (Fig. 297), allmählich in den Blattstiel verschmälert und dann nur kurz (*a*) mit den Rändern zu einem

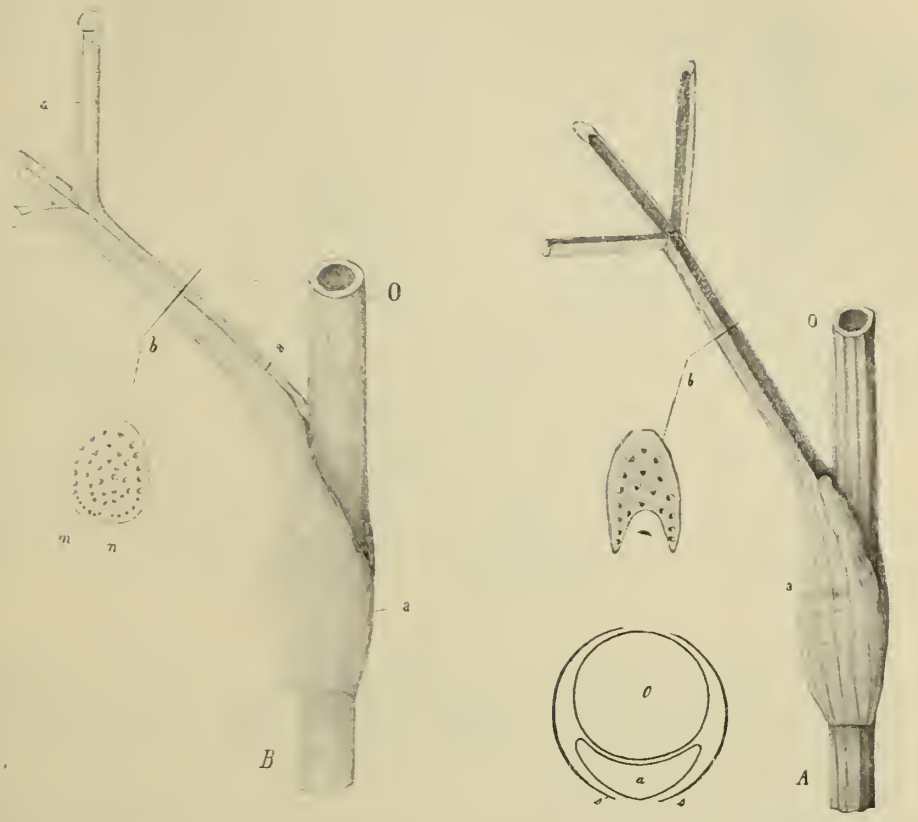


Fig. 298. A) **Heracleum Sphondylium,** a) Scheide, b) rinnenförmiger Blattstiel; B) **Tommasinia verticillata,** a) Scheide, a, n) die Stelle, wo die Ränder des Blattstiels zusammenwachsen, m) Gefässbündel. **Hydrocotyle** (in der Mitte), Diagramm, s) Stipulae, welche den Blattstiel (a) und die Achse (o) umfassen. (Original.)

ganzen, runden Teil verwachsen, dann abermals allmählich in eine längliche, flache Spreite sich ausbreitend *(b)*. Hier kann kein Zweifel obwalten, dass der runde Teil durch Zusammenwachsung der Stielränder entstanden ist — und wir haben hier also dasselbe, was bei der Gattung *Dianella* vorkommt.

Wenn nun die Scheide zu einem längeren Blattstiel zusammenwächst, so haben wir den, bei der Mehrzahl der *Araceen* gewöhnlichen Fall. Manchmal ist ein solcher Blattstiel in der horizontalen Ebene zweischneidig (*Anthurium*, *Monstera*), was man für einen rinnenförmigen Blattstiel halten könnte; es ist dies aber nicht der Fall, denn an seiner Basis öffnet er sich zwischen den scharfen Kanten in der Mediane und bildet er eine Scheide. Es sind daher die beiden Seitenkanten nur von einer nebensächlichen Bedeutung. Oft geschieht es, dass auch aus der Mündung der Scheide in der Mediane zwischen beiden Kanten eine Linie ausläuft, welche die Stelle der Zusammenwachsung der Ränder andeutet (*Anthurium lucidum*).

Carludovica atrovirens besitzt eine lange, offene Scheide, welche sich zu einem runden, harten, aber nicht gänzlich zusammengewachsenen Blattstiel verschmälert, denn es ist an dessen Bauchseite noch eine kleine Rinne sichtbar, die am Ende in eine flache Spreite übergeht.

Ravenala madagascarensis besitzt ebenso, wie die nahe verwandte *Musa*, eine breite, umfassende Scheide, welche jedoch zu einem runden Blattstiel zusammenwächst. Dieser hat in der Mediane eine Naht, welche die Stelle andeutet, wo die beiden Ränder zusammenwuchsen. Bei *Musa* erblicken wir unverwachsene, rinnenförmige Blattstiele, obzwar das Blatt derselben in jeder Beziehung dem Blatte der Ravenala ähnlich ist, was abermals ein glänzender Beleg für die Richtigkeit der oben gegebenen Erklärung ist. Ebenso wie die Ravenala verhält sich auch *Strelitzia*.

Bei vielen *Araceen* und *Marantaceen* ist die Basis der Spreite in eine verdickte Walze umgewandelt, welche wie ein Gelenke sich von dem runden Blattstiel abhebt. Ich bin der Ansicht, dass dieses Gebilde eine blosse Modifikation der Spreitenbasis in derselben Weise ist, wie die schildförmigen Blätter in der zugehörigen Verwandtschaft.

Auch in der Familie der *Umbelliferen* sind die Blätter mit umfassenden Scheiden verbreitet. Die Scheiden übergehen aber hier gewöhnlich einfach in den Blattstiel, welcher wiederum offen rinnenförmig wird (*Heracleum Sphondylium*, Fig. 298 A), oder es wachsen die Ränder zu einem runden Gebilde zusammen, wie wir dies an der *Tommasinia verticillata* (Fig. 298 B) sehen. An der Bauchseite in der Mediane ist noch die Linie wahrzunehmen, in welcher die Zusammenwachsung erfolgte. Der Blattstiel ist hier so rund, dass auch im Durchschnitte die Gefässbündel konzentrisch angeordnet erscheinen; nur an den Stellen der Zusammenwachsung (*n*, *a*) befindet sich helleres Gewebe und verkleinern sich daselbst die Gefässbündel bedeutend (*m*). Im Blattstiele des abgebildeten Heracleums sind die Gefässbündel noch zum Stengel orientiert. So, wie der Hauptblattstiel sind allerdings auch die Blattstiele der Blattfiedern gestaltet. Eine besondere Ausnahme bilden die Blätter des Fenchels (*Foeniculum officinale*), dessen Scheiden am Ende zu einer breiten und hohen, einfachen, häutigen Ligula zusammenwachsen, oberhalb welcher der Blattstiel rund zusammengewachsen ist. Es kann also auch bei den Umbelliferen durch das Zusammenwachsen der Scheidenlappen eine Ligula entstehen. Eine noch weiter gehende Abweichung von der Stipularbildung der Umbelliferen bildet die Gattung *Hydrocotyle* (Fig. 298). Die Nebenblätter bestehen hier aus zwei freien, häutigen, grossen Schuppen, welche die Stielbasis von aussen und zugleich den Stengel umhüllen. Mit dem runden Blattstiele stehen sie überhaupt in keiner Verbindung. Diese Stipularform, sowie die schildförmige Blattspreite, die Vernation der letzteren, die Infloreszenz und Fruchtbildung zeugen hinreichend, dass die Gattung *Hydro-*

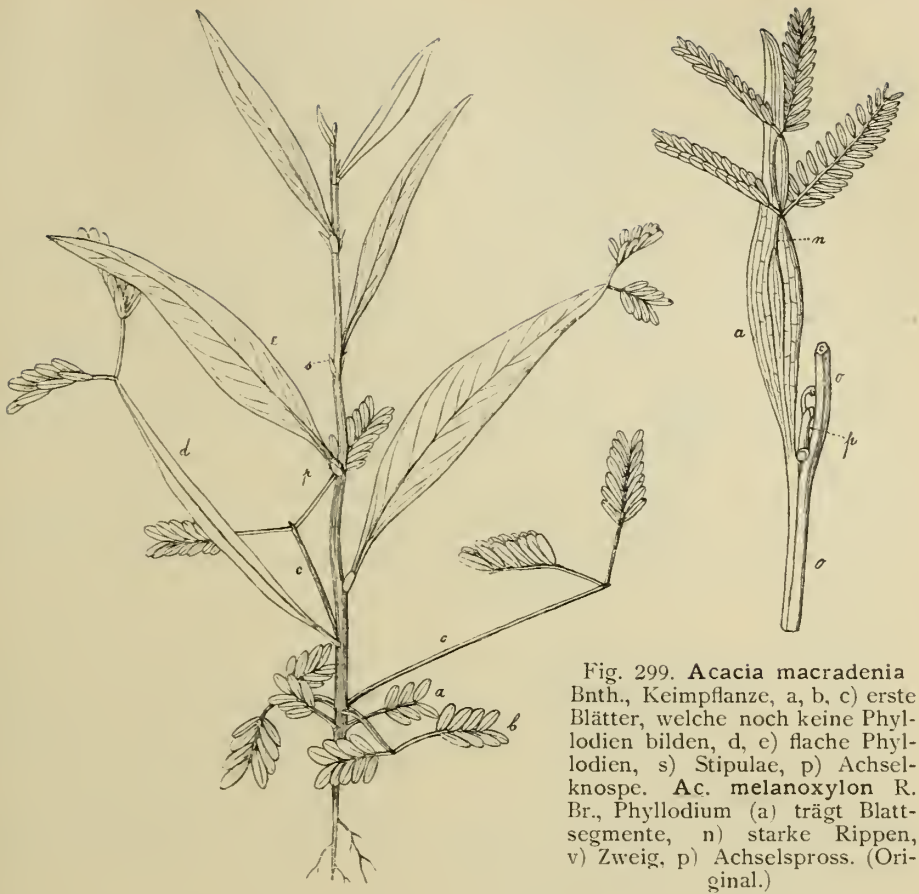


Fig. 299. **Acacia macradenia** Bnth., Keimpflanze, a, b, c) erste Blätter, welche noch keine Phyllodien bilden, d, e) flache Phyllodien, s) Stipulae, p) Achselknospe. **Ac. melanoxylon** R. Br., Phyllodium (a) trägt Blattsegmente, n) starke Rippen, v) Zweig, p) Achselspross. (Original.)

cotyle eigentlich einen eigenen, von allen übrigen Umbelliferen sich entfernenden Pflanzentypus darstellt.*)

Die Gattungen der Familie der *Araliaceen* pflegen gemeiniglich vollkommen runde, zusammengewachsene Blattstiele und die Scheide mit zwei freistehenden Nebenblättern (Aralia papyrifera), welche manchmal zu einer einfachen Ligula (Tupidanthus) zusammenwachsen, versehen zu haben. Es ist dies jedoch nicht bei allen Arten der Fall.

6. Die Phyllodien.

Die Blattstiele der gefiederten Blätter mancher Arten der Gattung *Acacia* verbreitern sich zu einem flachen Gebilde, welches in jeder Beziehung dem flachen Blatte ähnlich ist, von diesem sich aber dadurch

*) Vergleiche übrigens die eingehenden Arbeiten über diesen Gegenstand bei Buchenau (Bot. Zeitsch. XXIV, 1866), Seemann (Journal of Botany, 1863), Wydler (Flora, XVIII, 1860).

unterscheidet, dass es mit seiner Fläche vertikal steht und keine Ober- und Unterseite zeigt. Diesen Gebilden wurde der Name Phyllodien beigelegt. Sie pflegen rigid, bedeutend lederartig, von verschiedener Form, am häufigsten allerdings flach, oval, länglich oder lanzettlich zu sein. Aber auch ausgeschnitten (*A. cuneata*), ja bei *A. juniperina* Willd. und *A. verticillata* Willd. haben dieselben die Gestalt von steifen, mit einer Spitze endigenden Stacheln. Interessant ist, dass sie durch ihre Nervatur die Blätter der Dikotylen getreu nachahmen. So hat *A. obovata* Bth. eiförmig-elliptische Phyllodien mit einem Mittelnerv, welcher sich an den Seiten in zahlreiche Seitennerven und ein zusammengesetztes Nervennetz verzweigt, so dass sie auffallend an Eichenblätter erinnern. *Acacia urophylla* Bth besitzt breit-eiförmige Blätter mit einigen Hauptnerven, welche aus dem Blattstiele bogenförmig auslaufen und querüber durch Sekundärnerven verbunden sind. *A. glaucescens* Willd. hat im Gegensatze hiezu lang-lanzettförmige, ganzrandige Phyllodien mit 3—5 starken Hauptnerven, welche bis in die Spitze hinauflaufen und ungemein dichte, feine, parallele Äderchen zeigen, welche sich kaum wo untereinander verbinden, so dass es scheint, als ob man das Blatt irgend einer monokotylen Pflanze vor sich hätte.

Aber ein gemeinsames Merkmal charakterisiert alle Phyllodien, durch welches sie sich durchgehends von den Blättern unterscheiden, nämlich der starke Nerv, welcher den Rand überall einsäumt. Sie sind entweder kahl oder verschiedenartig behaart und überhaupt auf das Xerophytenleben ebenso eingerichtet, wie viele Arten der Gattung *Eucalyptus* oder die Gattungen der Familie der *Proteaceen*, mit denen sie gemeinschaftlich trockene Gegenden, hauptsächlich Australiens und Oceaniens bewohnen. *A. holosericea* (Australien) erinnert durch die Gestalt und die Gewandung ihrer Phyllodien sehr an die Blätter von *Leucodendron*. Dass sie die zarten, kleinen Blättchen verloren und nur die lederigen Phyllodien beibehalten haben, wird eben durch ihr Xerophytenleben erklärt. Wir sehen hier abermals, dass die Pflanze es trifft, gleiche Organe aus verschiedenem morphologischem Material zu bauen.

An den Phyllodienspitzen kann man durch mikroskopische Untersuchung noch Rudimente der Spreiten konstatieren. Gewöhnlich entspricht das Phyllodium nur einem Blattstiele, denn bei der Keimung sehen wir tatsächlich alle Übergänge, wo zuerst der gewöhnliche Blattstiel (Fig. 299) zwei Blattfiedern (*a, b, c*) trägt — das Blatt ist zum zweiten Grade paarig gefiedert —, dann aber beginnt sich der Blattstiel zu verbreitern (*d*), wobei sich die Fiedern verkleinern, bis sie schliesslich ganz verschwinden (*e*). Bei vielen Arten bleiben die Blattfiedern an den Phyllodien auch an der erwachsenen Pflanze (Fig. 299) bestehen, so z. B. an *Ac. melanoxylon*, *Ac. heterophylla*. Hier sehen wir zugleich, dass nicht nur der Blattstiel des gefiederten Blattes, sondern auch die Hauptrippe desselben sich fliessend in ein Phyllodium verwandelt hat. Schön entwickelte Phyllodien mit

Fiederblättchen weisen auch einige australische Arten der Gattung *Cassia* auf. *C. phyllodina* verliert schliesslich alle Reste der Blättchen.

Am Grunde der Phyllodien sind regelmässig die, für die Leguminosen charakteristischen Nebenblätter entwickelt u. zw. in Gestalt von steifen Borsten. In den Achseln entstehen dann Knospen in normaler Weise, wie in den Achseln anderer Blätter.

Eine besondere Modifikation findet man bei *Ac. alata* (Fig. 300). Hier stehen die Phyllodien an der Achse in zwei Reihen und verlaufen dieselben an der Achse flügelförmig immer zur Achsel des unteren Phyllodiums, wodurch der ganze Zweig unterbrochen breit geflügelt wird und so die bekannte Genista sagittalis u. a. nachahmt.

Sonst sind die Phyllodien in anderen Familien eine Seltenheit. Noch ein Beispiel davon haben wir an der strauchartigen *Oxalis bupleurifolia* St. H. (Fig. 300). Hier sind die spreitenförmigen Blattstiele zu einem länglich-lanzettlichen, ganzrandigen Gebilde verbreitert, welches aber nicht aufrecht steht, sondern eine wagrechte Lage hat wie die Blätter selbst. Sie sind glatt, sattgrün, ziemlich lederartig, glänzend und mit einer deutlichen biologischen Ober- und Unterseite. Auf dem Ende tragen sie zumeist drei kleine, flache Blättchen, allein hie und da abortieren auch diese zur Gänze (auch die entwickelten Blättchen fallen im Alter ab), so dass das Phyllodium blattlos und nur oben mit einer borstenförmigen Spitze abgeschlossen ist.

Fig. 300. **Acacia alata** (links) R. Br., s) Stipulae, g) Drüse, m) gestieltes Blütenköpfchen. **Oxalis bupleurifolia**, Phyllodium mit drei Blättchen an der Spitze. (Original.)

7. Die Form und Teilung der Blätter.

Wenn wir alle Formen der Assimilationsblätter erschöpfen wollten, wie dieselben bei den Phanerogamen zur Erscheinung gelangen, so würde dazu nicht einmal der ganze Umfang dieses Werkes hinreichen. Die Blatt-

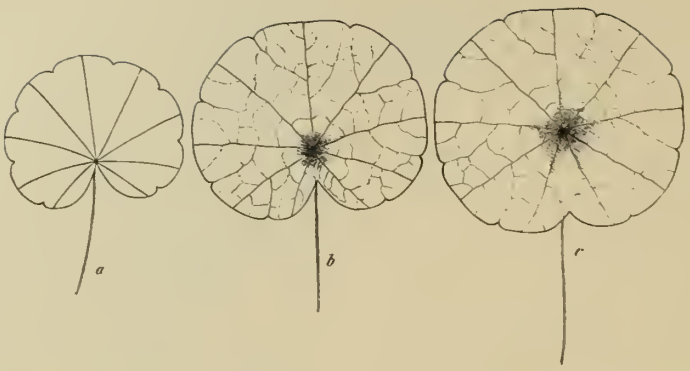


Fig. 301. **Hydrocotyle sp.** Entwicklung der schildförmigen Blätter (c) aus den unteren herzförmigen (a). (Original.)

form entspricht nicht nur den biologischen Zwecken und morphologischen sowie historischen Ursachen der betreffenden Pflanze, sondern passt sich auch dem ganzen Baue und Stil der Pflanze harmonisch an, wodurch die Pflanzen nicht selten ein prachtvolles Exterieur gewinnen, welchem strenge, ästhetische Regeln zugrunde liegen. So bei den Palmen, bei Onopordon Acanthium, Cirsium eriophorum, Acanthus, Chelidonium majus, Acacia usw. Die ästhetischen Formen der Blätter lassen sich nicht in jedem Falle und in allen Punkten in einen kausalen Zusammenhang bringen mit den biologischen Einflüssen und morphologischen Momenten. Dieses Thema ist noch akuter bei der Blüte, wo wir uns eingehender mit demselben befassen werden.

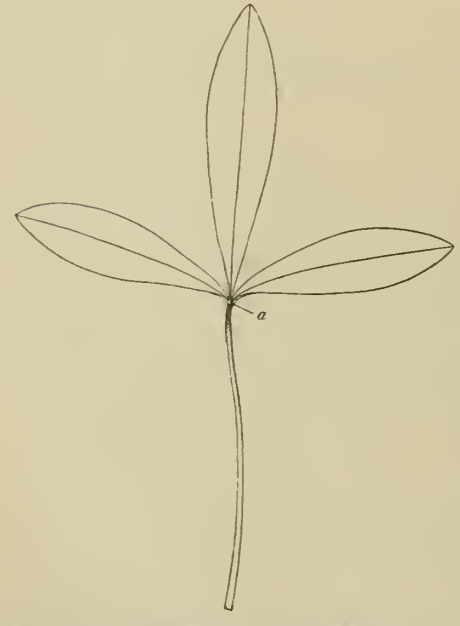


Fig. 302. **Lupinus** sp., erste Blätter nach den Kotyledonen an der Keimpflanze, a) Höcker für neues Blättchen. (Original.)

Die ursprüngliche Form des Blattes ist gewiss die einfache, ungeteilte. Dafür spricht dessen morphologische Wesenheit, sein phylogenetisches Entstehen und das Prinzip aller Organismen: von einfachen Formen zu zusammengesetzteren fortzuschreiten. Davon legen auch die Keimpflanzen Zeugnis ab, an denen wir beobachtet haben, dass gewöhnlich auf einfache Keimblätter einfache und erst später geteilte und mehr zusammengesetzte Blätter nachfolgen. Dies bezeugen auch die Übergänge der grünen Blätter in Hoch-

Fig. 303. Blatt von **Corchorus aestuans** L. (Original.)

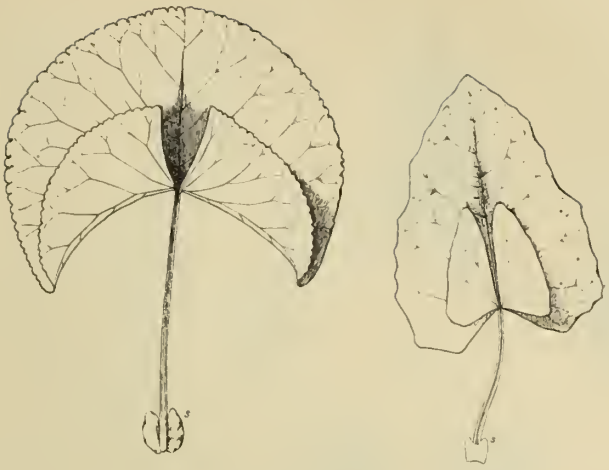


Fig. 304. **Caltha biflora** DC. (links), **C. sagittata** Cav. (rechts), s) Nebenblätter. (Original.)

blätter an den Blütenachsen oder die einfachen Niederblätter an den unterirdischen Rhizomen.

Das einfache Blatt kann sich durch Einschnitte fortschreitend teilen, was so weit gehen kann, dass schliesslich das ganze Blatt in einigen Graden sich in gefiederte Formen auflöst, deren letzte Teile das eigentliche, flache, einfache Blättchen darstellen.

Wir werden zunächst unsere Aufmerksamkeit den einfachen Blättern widmen.

Das einfache Blatt ist entweder gestielt oder sitzend, oft mehr oder weniger scheidig. Die morphologische Seite dieser Eigenschaft ist bereits besprochen worden. Die Form der Spreite ist sehr mannigfaltig und die formale Terminologie hat dafür besondere Namen eingeführt.*) Auch der Rand ist verschiedenartig gestaltet: er ist entweder ganz oder in verschiedener Weise gezähnt und ausgeschnitten. Selten ist der Rand häutig oder gewimpert, wie dies zuweilen an den mechanischen Blättern vorzukommen pflegt. *Stylidium Maitlandi* Diels (Australien) besitzt die grundständigen, in eine Rosette gestellten Blätter breit-spatelförmig und ringsherum häutig eingesäumt. *Chamaexeros serra* Bth. (Liliaceae, Australien) hat die grundständigen Blätter ebenfalls rosettenförmig angeordnet, bis 15 *cm* lang und 4 *mm* breit, derb, flach, lineal und längs des ganzen Umfangs häutig eingesäumt (dieser Saum zerreisst aber später). Die Zähne am Spreitenrande endigen häufig mit einer kleinen Drüse oder einem Stachel. Seltener schon geschieht es, dass die Seitennerven aus dem Blattrande in der Gestalt von langen Wimpern herauslaufen (Stigmatophyllum cristatum, Banisteria).

*) Siehe jedwedes Schullehrbuch der Botanik.

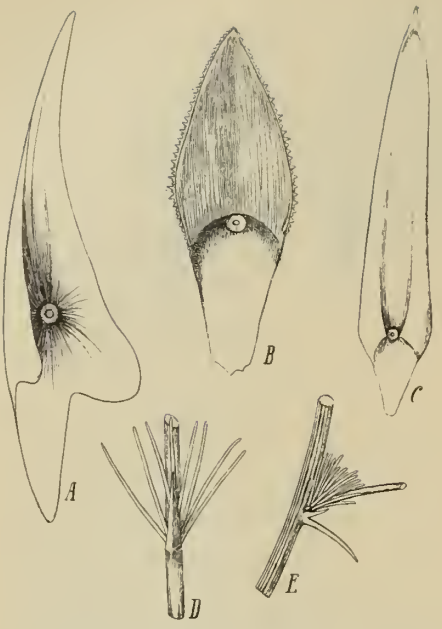


Fig. 305. Gespornte Blätter. A) **Sedum amplexicaule** DC., B) **S. Škorpili** Vel., C) **Stylidium repens** R. Br., D) **Asparagus officinalis** L., E) **A. Wilmsii** Diels. (Original.)

Fig. 306. **Liriodendron tulipifera** L. (Original.)

Eine häufige Blattform ist die schildförmige (fol. peltatum), welche wir z. B. bei *Tropaeolum*, *Hydrocotyle*, *Nelumbium*, *Podophyllum*, *Ranunculus Cooperi* Oliv., *Umbilicus*, *Lupinus* usw. finden. Einen besonderen Fall findet man bei dem mexikanischen *Thalictrum peltatum* DC., dessen Blätter bis zum zweiten Grade (wie gewöhnlich) fiederteilig, die gestielten Blättchen aber schildförmig entwickelt sind. Dass die schildförmigen Blätter ursprünglich aus tief herzförmigen entstanden sind, das wird nicht nur durch die Entwicklung in der Jugend, sondern auch durch die Übergänge an der Pflanze selbst (S. 416) bewiesen (Fig. 301). Die ersten Blätter nach den Keimblättern an der Keimpflanze von *Tropaeolum majus* z. B. (Fig. 192) sind vorn dreilappig und an der Insertion des Blattstiels bloss von einem schmalen Saum eingefasst. Eigentümlich ist dabei, dass diese Blätter noch Nebenblätter zeigen, während alle nachfolgenden nebenblattlos vorstehen. Die den Keimblättern nachfolgenden Blätter an der Keimpflanze von *Lupinus* (Fig. 302) sind dreizählig, keineswegs schildförmig, erst die späteren Blätter weisen einen kleinen, dem Blättchen gegenüberstehenden Höcker (a) auf, aus welchem sich ein neues Blättchen entwickelt und so entstehen fortschreitend im Kreise weitere Blättchen, bis schliesslich aus einem Punkte am Ende des Blattstiels sich ein ganzer Kranz von Blättchen

Fig. 307. Fussförmiges Blatt von **Helleborus viridis** L. (Original.)

abteilt. Dem gegenüber zeigen schon die Keimblätter der Gattung *Umbilicus* eine schildförmige Gestalt (Irmisch). Gewissermassen eine Übergangsform zu den schildförmigen Blättern bilden jene Blätter, deren Basen zusammengewachsen (Caladium, Remusatia, Euphorbia guadalajarana Wats. usw.) sind. Dieses Zusammenwachsen der basalen Ränder zeigt sich aber manchmal nur an einigen Blättern, während an anderen die offene Basis (Eucalyptus citriodora) wiederkehrt. Häufig wachsen auch abnorm tief-herzförmige Blätter an der Basis zusammen (*Cyclamen europaeum, Corylus Avellana* u. a.).

Als Beispiel einer ganz ungewöhnlichen Form des einfachen Blattes kann uns *Corchorus aestuans L.* (Fig. 303) dienen, wo an der Blattbasis zwei, mit langen Haaren abgeschlossene Seitenlappen vorhanden sind. Auch einige Arten der Gattung *Caltha* sind durch eine sonderbare Blattform bemerkenswert (Fig. 304), so *C. dionaefolia* Hook. und *C. sagittata* Cav. (beide aus Magell.). Dieselben zeigen auf der Oberseite zwei angedrückte Lappen (mit der Oberseite zur Oberseite). Einen Übergang zu dieser Form bildet *C. biflora* DC. (Fig. 304), welche stets die unteren Ränder zur Spreite ein-

Fig. 308. Eigentümlich zusammengesetztes Blatt von **Cussonia spicata** Thnb. Verkl. (Original.)

gebogen und umgelegt besitzt. Es wäre nur notwendig, dass die durch einen Einschnitt eingebogenen Ränder sich mehr abteilen würden und wir erhielten dann die freistehenden Lappen der vorigen zwei Arten.

Hie und da kommen gesporn te Blätter vor, deren Spreite auch unter die Blattinsertion herabläuft und hier ein mehr oder weniger langes, verschieden geformtes Anhängsel bildet. *Stylidium repens* R. Br. (Austral.) besitzt kleine, lineale, angedrückte Stengelblätter, welche einen kleinen, blassen und spitzigen Sporn tragen (Fig. 305). Ähnlich verhalten sich einige Arten der Gattung *Sedum,* welche unter der Insertion breite, grosse, ganze

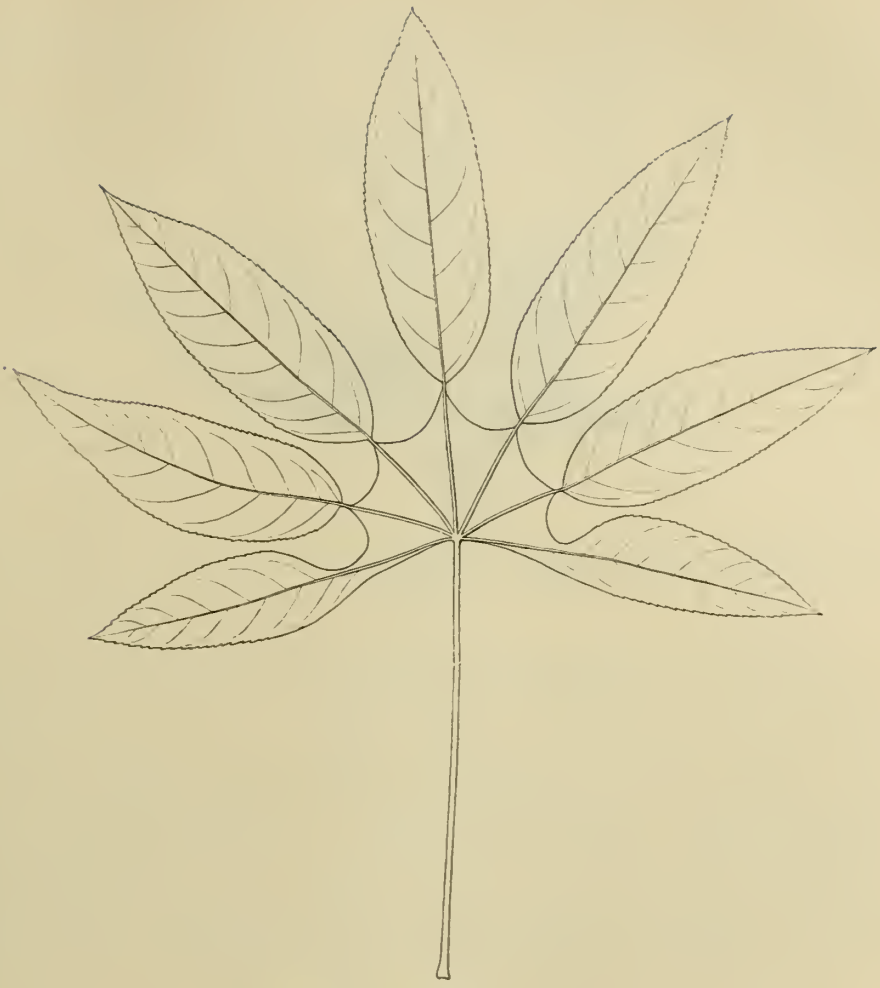


Fig. 309. **Trevesia Burckii**, verkl. Blatt nach Boerlage.

oder auch gewimperte Anhängsel besitzen (S. amplexicaule DC., S. Škorpili Vel. — Fig. 305, B). In diese Kategorie gehören auch die Spornanhängsel an den (allerdings hier nicht grünen) Involucralbracteen unterhalb der Infloreszenz der Gattung *Armeria* sowie die Sepala des *Myosurus*. Gespornt sind auch die häutigen Schuppen an den Stengeln der Gattung *Asparagus* und das beste Beispiel dieser Form stellen uns die Kelche der Gattung *Viola* vor.

Die Ausbuchtung und Bildung der Lappen an den einfachen Blättern kann allerdings sehr variabel sein. Als ein ungewöhnliches Beispiel der gelappten Form führen wir die Blätter von *Liriodendron* (Fig. 306) an, welche aus einem ursprünglich ganzrandigen, einfachen Blatte entstanden sind, wie an den Keimpflanzen zu ersehen ist. Auch die japanische Saxifragacee *Deinanthe bifida* Maxim. besitzt ähnlich gelappte Blätter.

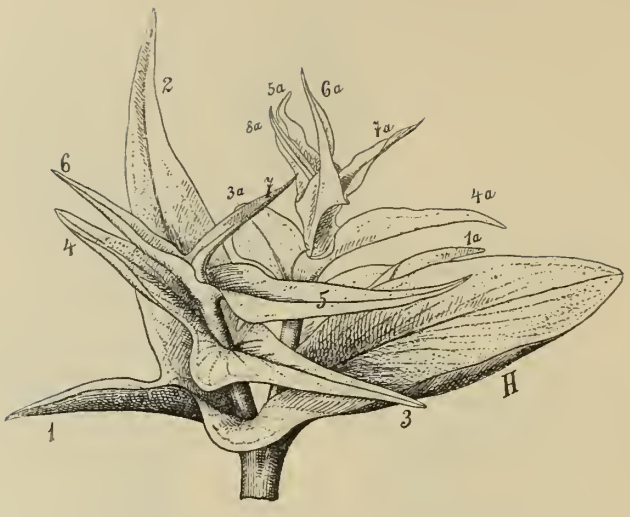


Fig. 310. Blatt des **Helicodiceros muscivorus**; H) die Blattspreite. Verkl. (Nach Goebel.)

Wenn sich das Blatt derart in Lappen teilt, dass die Hauptrippe an den Seiten zwei sekundäre, grosse Rippen abteilt und diese nur an der Aussenseite abermals eine neue Rippe bilden u. s. f., wenn dann den einzelnen Rippen Lappen entsprechen — so heisst ein solches Blatt fussförmig (fol. pedatum, Fig. 307). Zahlreiche Beispiele solcher Blätter finden wir bei den *Araceen (Arisaema serratum* Schtt., *Ar. Dracontium* Sch. u. a.), bei *Helleborus*, *Cissus acetosa* Müll. usw. Nicht selten haben solche Blätter die anscheinende Form fingerartig geteilter Blätter, wenn die Seitenabschnitte (Nerven) recht tief aus den Mutterabschnitten hervorkommen. Blätter solcher Art stellen uns die Gattungen *Rubus* und *Potentilla* dar.

Die Blätter der *Potentilla verna, heptaphylla, reptans* u. a. sind nicht fingerig, sondern fussförmig gefiedert, was besonders an der letzten Art schön zu ersehen ist. Sie sind durch die fussförmige Teilung der Seitenblättchen eines dreizähligen Blattes entstanden, welches wiederum aus einem unpaarig gefiederten Blatte entstanden ist. Auf diese Weise durchmacht das Blatt der *Potentilla* und verw. während seiner phylogenetischen Entwicklung dreierlei morphologischen Typus. In der Gattung *Rubus* können wir zuweilen alle drei Typen an demselben Individuum verfolgen, indem die Keimpflanze einfache, ältere Pflanze gefiederte und die sterilen Triebe fussförmige Blätter bilden.

Die Ausbuchtung der Spreite und dadurch bewirkte Entstehung von Lappen erfolgt allerdings auf höchst mannigfache Weise, was wir hier unmöglich näher darlegen können. Dies kann so weit gehen, dass allmählich bis zu mehreren Graden fiederteilige Blätter entstehen. Beispiele hiefür haben wir in Unzahl, so erinnern wir bloss an verschiedene *Umbelliferen* (bei Foeni-

culum bis zum 6. Grade), die Gattungen *Aralia, Paconia, Thalictrum, Aquilegia* usw. Als ungewöhnliche Art der Blatteilung erwähnen wir jene der Art *Cussonia spicata* Thnb. (Araliaceen, Afr. — Fig. 308). Diese Blätter sind gross, sehr lederig, zuletzt an den Gliedern in die einzelnen Bestandteile zerfallend. Auch *Trevesia Burckii* Boerlage (Annal. de Buitenzorg 6,), ebenfalls aus der Familie der Araliaceen, zeigt ganz eigenartig gestaltete Blätter (Fig. 309). Diese sind ebenfalls gross, fingerförmig gefiedert, mit 7—9 gezähnten länglich-elliptischen Blättchen, welche aber mit einem kurzen Blattstielchen an der, dem Schwimmfuss eines Vogels ähnlichen, bloss zwischen den Rippen ein wenig ausgebuchteten, ungeteilten Spreite sitzen. Diese ganze Spreite sitzt dann auf dem stattlichen Hauptblattstiel.

Eine sonderbare Teilung zeigen auch die Blätter von *Helicodiceros muscivorus* (Arac. — Fig. 310). Hier ist die Spreite wie bei den anderen Araceen am Grunde pfeilförmig, mit zwei grossen Lappen (1, 2, 1*a*). Die Aussenränder dieser Lappen rollen sich aber zu einer verdickten, senkrecht aus dem Blatte aufsteigenden Achse zusammen, an welcher, gleich einer Schneckenstiege, weitere Lappen heraustreten (3, 4, 5, 6, 7). Die Sache sieht dann so aus, als ob sich der Hauptblattstiel in zwei, abermals mit Blättern besetzte Gabeln teilen würde.

Die verschieden geteilten und geschnittenen Blätter führen uns zu den gefiederten Blättern, mit denen wir uns noch unten näher beschäftigen werden.

Hier wollen wir nur noch von den gelöcherten Blättern Erwähnung tun, welche namentlich in der Familie der Araceen verbreitet sind. Es geschieht nämlich bei vielen Arten (*Monstera deliciosa, pertusa, dilacerata*), dass einige Stellen in der Spreite zwischen den Nerven zu wachsen aufhören, während die ganze Umgebung gleichmässig im Wachstum fortschreitet. Infolgedessen zerreissen solche Stellen und bildet sich eine Öffnung von verschiedener Grösse und Gestalt. In den Blättern von *M. punctulata* sind an jeder Seite der Spreite (an beiden Seiten des Hauptnervs) 4 Reihen kleiner Löcher wahrzunehmen. Wenn das Loch bis an den Blattrand reicht, so zerreisst dasselbe, so dass Lappen entstehen und das Blatt lappig erscheint (*Monstera pertusa, Alloschemone, Rhapidophora* — Engler). Die Blätter der Wasserpflanze *Aponogeton fenestralis* Hook. entwickeln zwischen den Nerven überhaupt kein Mesophyll, so dass das Blatt wie ein, aus lauter Nerven zusammengesetztes Netz aussieht. Es sind dies in der Regel untergetauchte Blätter und jene Vorkehrung ist etwas Ähnliches, wie die haarförmige Blatteilung bei einigen anderen Wasserpflanzen (Batrachium u. a.).

Eine sehr verbreitete Blattform ist die unsymmetrische. Es ist nämlich die Blattspreite beiderseits der Hauptrippe nicht gleichmässig entwickelt; gewöhnlich tritt diese Ungleichmässigkeit an der Blattbasis hervor. Beispiele hiefür haben wir in Fülle: *Ulmus, Klugia, Begonia, Piper, Ficus villosa* usw. Diese Ungleichseitigkeit der Blätter entwickelte sich durch

Fig. 311. **Clidemia dispar** Gardn., Zweig mit ungleich grossen Blättern; vergl. auch die Nervatur. Verkl. (Original.)

ihre Stellung an den Zweigen. Wenn die Blätter an plagiotropischen Zweigen zweireihig angeordnet sind, so müssen die letzteren ihre Blätter in eine Ebene stellen, was zur Folge hat, dass ein Rand sich an den Zweig an-

Fig. 312. **Strobilanthes anisophyllus**. Stengelpartie mit ungleichen Blättern. (Nach Lindau, Engl. Fm.)

drückt. Dieser erlangt dadurch eine schmälere und kleinere Ausbildung, während der äussere, freistehende sich kräftiger entwickelt. Dies sehen wir besonders schön an der Ulme. Geradeso ist es bei den epiphytischen, an den Baumrinden oder, wie bei Ficus villosa, an flachen Wänden kletternden Pflanzen, wo sich die Blätter ebenfalls in zwei Reihen an das Substrat andrücken müssen. Blätter, welche sich in jeder Richtung frei entwickeln können, sind gewiss symmetrisch. Ja, in den Fällen, wo das Blatt eine dauernd terminale Stellung einnimmt, entwickelt es sich sogar radiär (Amorphophallus u. a.).

So, wie sich die Blätter infolge ihrer Stellung an der Achse unsymmetrisch entwickeln, geschieht es auch, dass die, in abwechselnden Paaren stehenden Blätter, manchmal ungleich gross sind, was wahrscheinlich nur eine Folge des geotropischen, durch die Disposition der Seitenorgane an der betreffenden Achse und durch die Lage der Achse selbst kombinierten Einflusses ist. Schon einige Labiaten (*Pogostemon paniculatum*) tragen in den Paaren ungleiche Blätter; selbstverständlich wechseln kleine mit grossen ab. Auch die Achselzweige sind in den Winkeln der kleinen Blätter kleiner und in jenen der grösseren Blätter grösser. *Clidemia dispar* (Melastom.) hat ebenfalls ungleiche und paarweise gestellte Blätter. In der Achsel des grossen Blattes sitzt die Vegetativknospe, in der Achsel des kleinen die Inflorescenz (Fig. 311). *Goldfussia anisophylla* (Acanthac.) besitzt gleichfalls sehr ungleiche, paarige Blätter. In den Achseln der grossen Blätter wachsen bloss die Blütenzweige, während die zweiten, kleinen, schmalen, bracteenartigen leere Achseln aufweisen. Ähnliche, sehr ungleiche, paarige Blätter haben einige, der Familie der *Gesneraceen* angehörige Arten (Fig. 312), z. B. in der Gattung *Roettlera*. Höchst ungleiche Blätter an den Zweigen zeigt auch *Anisophyllea disticha* Jck. (Rhizoph.). Die Gattung *Cuphea* zeigt bei einigen Arten in der Inflorescenz ebenfalls ungleiche Blätter und in diesen Fällen wohlweislich nur infolge der einseitigen Stellung der stark zygomorphen Blüten. Auch einige *Nyctaginaceen* entwickeln in den Paaren ungleiche Blätter, was manchmal so weit geht, dass das kleine Blatt gänzlich abortiert. *Pisonia aculeata* (Fig. 313) hat schliesslich die Blätter nicht mehr gegenständig, sondern abwechselnd und dennoch ist abwechselnd ein Blatt gross und das andere klein. Alle diese Erscheinungen haben ihre Analogie in der Gattung *Selaginella* unter den Kryptogamen (S. 213).

Ebenso, wie die Ränder der herzförmigen Blätter an der Basis zusammenwachsen, wodurch allmählich die Schildform zustande kommt, können auch zwei gegenständige Blätter kongenital zusammenwachsen, woraus dann die Manschetten- oder Becherform entsteht (Silphium, Dipsacus, Cerastium perfoliatum, Claytonia perfoliata, Lonicera Caprifolium u. a.). In den Blattbechern der Gattung Dipsacus und Silphium erhält sich, wie bekannt, das Regenwasser, so dass es den Insekten dann unmöglich wird, an den betreffenden Stengelpartien hinaufzukriechen.

Fig. 313. **Pisonia aculeata** L., Zweig mit ungleich grossen Blättern, a) grössere, b) kleinere, c) Achseldorn. (Original.)

Schliesslich können auch abwechselnde Blätter, welche den Stengel tief umfassen, mit den Basalrändern kongenital zusammenwachsen und manschettenförmig-umfassende Formen bilden (Bupleurum rotundifolium u.a.).

Das Zusammenwachsen der Blätter untereinander erfolgt in noch höherem Masse in den Blüten und Inflorescenzen (wo verschiedenartige Bracteen zusammenwachsen und dann Involucra und Hüllen bilden) oder in den Kelchen und schliesslich auch in den Blumenkronen, wo die sogenannten sympetalen Corollen im wesentlichen nichts anderes sind, als kongenital zusammengewachsene, im Kreise gestellte Phyllome.

Die Blätter sind zumeist mit einer einfachen Spitze beendet, in welche auch der Hauptnerv einmündet. Manchmal endigt das Blatt mit einem steifen Stachel, so z. B. die lederartigen Blätter des mexikanischen Baumes *Jaquinia macrocarpa* Coss., desgleichen die Blätter der *Pultenaea ternata* F. M., *Eucalyptus uncinata* F. M., *Strychnos pungens* u. a. Einige Arten der südafrikanischen Gattung *Muraltia* (Polygal.) haben das Blatt mit einer hakenförmig gebogenen Spitze abgeschlossen, mittels welcher sich die Pflanze an Gegenständen befestigen kann (Fig. 314). Dass schliesslich verschiedene Pflanzen (Carduus, Eryngium etc.) nicht nur an den Blattspitzen, sondern auch an deren Fiederabschnitten Stacheln tragen, ist allgemein bekannt.

Wenn der Hauptnerv im Blatte entwickelt ist und wenn derselbe bis in das Ende der Spreite verläuft, so ist die letztere vorne stets zugespitzt oder läuft, falls sie ausgerandet ist, der Nerv selbst als Spitze hinaus. In jedem Falle sind nicht nur die Seitennerven, sondern auch die ganze Blattform zum Hauptnerv orientiert. Sind mehrere Hauptnerven vorhanden (z. B. bei Acer), so erfolgt die Orientierung der Spreite gleichzeitig und gleichförmig zu allen diesen Nerven. Wenn der Mittelnerv im Blatte nicht entwickelt ist, sondern nur mehrere parallele oder mehrere gabelige, gleich starke Nerven zur Entwicklung gelangten, so ist die Spreite am Ende abgerundet. Ein hübsches Beispiel haben wir an den Blättern von *Ginkgo*, wo auch die symmetrische Orientierung nicht durchgeführt ist. Die Blätter der Gattung *Xerotes* (Liliac. — Austral.) zeigen alle Nerven gleich

dünn und parallel, die Blattspitze ist nun ebenfalls nicht entwickelt, indem die Spreite am Ende abgerundet oder abgestutzt und bei einzelnen Arten (Fig. 315) sogar mit einigen steifen Zähnchen versehen erscheint. Die Blätter sind hier fest, lederartig und röhrchenförmig zusammengerollt. *Luzula maxima* (Fig. 315) besitzt zwar auch keinen Mittelnerv, welcher stärker wäre als die übrigen, das Blatt ist hier auch nicht kielförmig, dennoch aber ist der Mittelnerv länger als die übrigen und infolgedessen das Blatt in eine Spitze hinaufgezogen. Dies gilt in noch höherem Masse von den Blättern der *Bromeliaceen*, wo es ebenfalls eine Menge von parallelen, gleichstarken Nerven gibt; diese Blätter sind tatsächlich rund und am Ende entweder abgestumpft oder nur mit einer aufgesetzten, kleinen Spitze versehen. *Clivia* zeigt zwar in der unteren Partie die Blätter kielförmig und von einem Hauptnerv durchzogen, aber in der ganzen oberen Partie gibt es keinen deutlichen Mittelnerv und deshalb sind hier die Blätter flach und stumpf endigend. Die Blätter von *Dammara* enthalten zahlreiche, parallele, gleichstarke Nerven und sind ebenfalls am Ende abgestumpft. Aus all dem geht also hervor, dass überall, wo der Mittelnerv stark entwickelt ist, derselbe gleichsam zur Achse der ganzen morphologischen Blattkonstruktion wird.

Fig. 314. **Muraltia sp.**, mit hakenförmig gekrümmten Blattspitzen. (Original.)

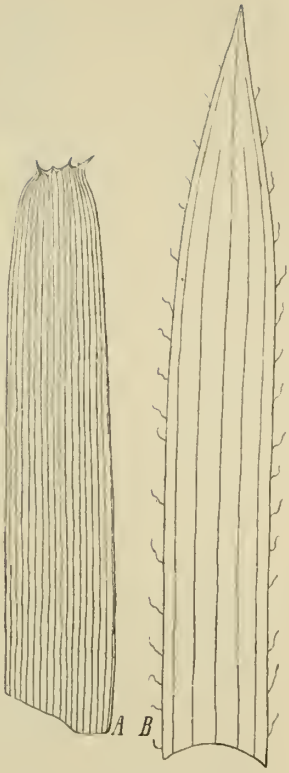


Fig. 315. A) **Xerotes sp.**, B) **Luzula maxima.** Beispiele von Blättern, wo ein Mittelnerv deutlich und wo kein solcher vorhanden ist. (Original.)

Einen merkwürdigen Fall der Blattendigung finden wir bei einigen exotischen *Orchideen* (Fig. 316). Es handelt sich hier namentlich um die Gattungen *Vanda*, *Renanthera* und deren Verwandte, wo die zweireihig an der verlängerten Achse orientierten, lang-linealen Blätter mit einem starken Mittelnerv versehen, rinnig und in der Jugend in der Hälfte zusammengelegt sind. Ihr Ende ist aber unregelmässig und zwar derart ausgeschnitten, dass keine Orientierung zu dem starken, in die Spitze ausmündenden Mittelnerv wahrzunehmen ist. Auch die anderen, zarten

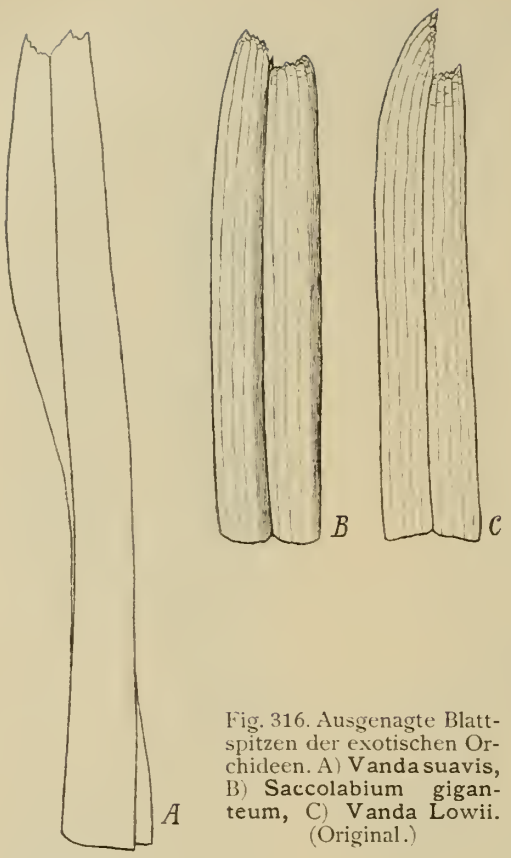


Fig. 316. Ausgenagte Blattspitzen der exotischen Orchideen. A) **Vanda suavis**, B) **Saccolabium giganteum**, C) **Vanda Lowii**. (Original.)

Nerven sind den Zähnchen am Blattende nicht angepasst. Das Ganze macht den Eindruck, als ob irgend ein Insekt das Blatt am Ende abgenagt hätte. Bei dem schon genannten *Xerotes* sind auch Zähnchen vorhanden, aber zu diesen sind die Nerven schon orientiert, wie aus der Abbildung ersichtlich ist. Mit Rücksicht darauf, dass auch bei anderen exotischen Orchideen tatsächlich die Ränder der Blattspitze zum Mittelnerv stets deutlich orientiert vorkommen, vermag ich mir die Ursache dieser ungewöhnlichen Erscheinung nicht zu erklären. Es ist bekannt, dass die jungen Blätter der Orchideen ganz besonders von Schnecken angefallen und abgenagt zu werden pflegen, welche auch in den Glashäusern empfindliche Schäden an den Orchideen verursachen. Wenn wir ein von einer Schnecke abgenagtes Blatt mit einem gesunden und am Ende ausgeschnittenen vergleichen, so ist die Gestalt beider auffallend ähnlich. Man kann daher vermuten, dass die in den tropischen Urwäldern seit undenklichen Zeiten fortwährend stattfindende Abnagung der jungen Orchideenblätter die Form des abgenagten Blattes auch in dem vererbten Zustande hinterlassen hat. Die hohlen Knollen der Myrmecodien entstanden ebenfalls auf diese Weise.

Die Umwandlung der Blätter in Ranken werden wir weiter unten besprechen.

Die Blätter an manchen, insbesondere an einjährigen Pflanzen, fallen häufig überhaupt nicht ab, indem sie samt der ganzen Pflanze oder dem ganzen Stengel vertrocknen und absterben. An den Sträuchern und Bäumen fallen sie entweder im Herbste ab oder sie überdauern den Winter und fallen erst im zweiten oder dritten Jahre ab (immergrüne Holzgewächse). In den tropischen Gegenden fallen allerdings die Blätter der Bäume nicht alljährlich ab, sondern sind auch mehrere Jahre lang ausdauernd. Die jährlich laubwechselnden Arten sind dort eine Seltenheit. Die Dauer der

Blätter an den immergrünen Bäumen ist je nach der Art derselben verschieden. Selten übersteigt sie 3 bis 4 Jahre. Auch die Koniferen besitzen jährlich abfallende oder ausdauernde Blätter. Die über den Winter ausdauernden fallen ebenfalls nach 3 bis 4 Jahren ab.

Dort, wo das Blatt abfällt, hinterlässt es eine scharf abgegrenzte Narbe, auf welcher auch die, in das Blatt eintretenden Nerven sichtbar sind. Dies erfolgt gewöhnlich dicht an der Basis des Blattstiels, so dass an der Achse lediglich ein ausgewölbtes Blattpolster übrig bleibt, wenn ein solches entwickelt war (*Picea*, *Pinus* u. a.). Bei vielen exotischen *Orchideen* hinterbleibt häufig an der Achse eine umfassende Scheide, während das runde, monofaciale Blatt sich von der Scheide durch eine breite, scharf abgegrenzte Narbe trennt (*Angraecum distichum*). Die Blätter von *Cymbidium Mastersi* (Orchid.) sind von der Insertion an rinnenförmig-scheidig und übergehen von da an allmählich in eine lange, flache, lineale Spreite; in der oberen Partie der Scheide (!) teilen sich die Blätter aber gliederförmig ab, so dass die Basis der vertrockneten Scheide lange an der Achse stehen bleibt. Auch andere exotische Orchideen sind durch gegliedert abfallende Blätter ausgezeichnet.

Es können aber noch andere eigentümliche Fälle des Blätterabfalles angeführt werden. So fällt bei *Combretum grandiflorum* das Blatt hoch am Blattstiele ab, wodurch der letztere fast ganz am Stengel sitzen bleibt, hart wird, sich hakenförmig einbiegt, und dann als Ranke dient. *Citharexylon Sessaei* Don. zeigt hingegen eine erweiterte, harte und am Ende becherförmig ausgehöhlte Basis, von welcher der Blattstiel dann gliederartig abfällt (Fig. 317). Was für eine biologische Bedeutung diese Einrichtung für die Pflanze hat, ist mir nicht bekannt. *Metastelma Paralias* Dcne. (Asclepiad. — Fig. 317) besitzt etwas Ähnliches, denn auch hier verholzt die Basis des Blattstiels, von welcher sich letzterer in der oberen Partie abtrennt und abfällt. Am Zweige sitzen die Serialknospen (*p*, *s*), von denen die jüngste dicht in die Achsel der verhärteten, rinnenförmigen und innen mit Haaren bekleideten Blattstielbasis fällt, so dass die Knospe in dieser Rinne gut geschützt ist. In diesem Falle ist also die Funktion der Blattstielbasis klar. Eine beachtenswerte Weise des Blätterabfalles kann man auch an dem mexikanischen Strauche *Fouquieria formosa* H. B. K. (Tamaric.) vorfinden. Wenn das Blatt hier abfällt, so bleibt das, in eine holzige Spitze verlängerte Polsterchen übrig, so dass dann der Zweig nach dem Abfallen der Blätter scharf stachlig erscheint (Fig. 317). In Mexiko benützt man deshalb einige Arten dieser Gattung als Dorngehege.

Die Blätter der Koniferen fallen auch mit Hinterlassung einer scharfen Narbe ab und wenn das Polsterchen entwickelt ist (wie bei *Picea* usw.), so bleibt es manchmal samt der Blattstielbasis am Stengel übrig. *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Cupressus* und andere Gattungen aus der Familie der *Cupressineen* besitzen besonders scharf entwickelte Blattpolster, welche allmählich in das kurze, schuppenförmige Blatt übergehen. Das letztere

Fig. 317. Beispiele von verholzten Blattstielbasen. **Citharexylon Sessaei** (rechts), **Metastelma Paralias** (in der Mitte), **Fouquieria formosa** (links), bei a) ist der Dorn noch nicht vorhanden, bei c), d) schon entwickelt, l) Blatt (Original.)

fällt von dem Polster nicht ab, sondern bleibt vertrocknet einige Jahre lang an dem Zweige sitzen, bis endlich das ganze Polster samt dem Schuppenblatte sich von dem Zweige abschält, so dass dann der Zweig an der Oberfläche glatt bleibt.*) Die Polster schieben sich hiebei durch das Dickerwerden des Zweiges nicht weg, wie es bei der Lärche (*Larix*) der Fall ist, wo schon im zweiten Jahre durch Erstarkung des Zweiges die Blattpolster sich wegschieben, so dass sie in den nachfolgenden Jahren am Zweige nur glatte, längliche Streifen bilden, welche sich schliesslich auch abschälen. Bei anderen Koniferen fallen die Polster erst spät ab, wenn sich die erste Sekundärrinde abzuschälen beginnt.

Interessant ist, dass die eben beschriebene Abschälung der Blattpolster auch unter den Angiospermen bekannt ist. So kommt sie in gleicher Weise allgemein in der Familie der *Ericaceen* vor, wo die Blattpolster

*) Hier schält sich das Perikaulom und bleibt dann das Kaulom übrig — nach der Perikaulomtheorie.

bisweilen auch scharf entwickelt sind. In den späteren Jahren schälen sich dann alle Polster ab und bleiben die Zweige glatt, indem sie eine neue Rinde bilden. Bei manchen Ericaceen ist dieser Vorgang auch den Laien auffallend.

Den übrigen Phanerogamen gegenüber unterscheiden sich durch ihren Blätterabfall die *Cycadeen*. Bei der Mehrzahl der Gattungen (Cycas, Zamia, Encephalartos) bleiben die breiten und fleischigen, dicht untereinandergestellten Blattbasen am Stamme stehen, wenn das übrige Blatt abgestorben und abgefallen ist, so dass diese Basen am Stamme eine Art von schuppiger Hülle bilden. Diese Basen bleiben noch lange nach dem Abfallen der Blätter am Leben. Nur einige Gattungen werfen die Blätter samt den Blattstielbasen ab, weshalb der Stamm dann kahl und glatt (*Stangeria*, *Bowenia*) erscheint.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit der Morphologie der zusammengesetzten Blätter zu. Wir haben schon oben erwähnt, dass durch die Ausbuchtung der Spreite des einfachen Blattes fortschreitend zusammengesetzte Blätter entstehen. Die Systematiker nennen sie gefiederte Blätter. Dass die gefiederten Blätter theoretisch und phylogenetisch aus den einfachen entstanden sind, darüber kann kein Zweifel sein, wenngleich der Unterschied zwischen beiden Kategorien manchmal bedeutend ist. Die fiederteiligen Blätter der Umbelliferen entstanden z. B. ganz bestimmt aus einfachen Blättern, was an häufigen Übergängen deutlich zu sehen ist. Aber auch die Blätter vieler baum- und strauchartigen Aralien, welche vollkommen fingerförmig-gefiedert sind, deren Blättchen sogar gliederig abfallen, entstanden aus einem einfachen Blatte, denn *Hedera*, *Aralia Sieboldii* u. andere besitzen noch einfache Blätter. Das Blatt von *Aesculus* ist vollkommen fingerförmig-gefiedert, mit gleichfalls gegliedert abfallenden Blättchen und dennoch entstand es aus einem ursprünglich einfachen Blatte, welches sich monopodial in Seitenlappen geteilt hat, wie dies nicht selten an abnorm entwickelten Blättern der Rosskastanie (an den Stammtrieben) zu sehen ist.

Gewissermassen das Kennzeichen des am vollkommensten gefiederten Blattes ist das gliederweise Abfallen der gestielten Blättchen von dem gemeinsamen Blattstiele oder der gemeinsamen Rippe. Dadurch ist die Individualität der Blattfiedern ausgeprägt.

Viele gefiederte Blätter sind an einer und derselben Pflanze zum ersten und zum zweiten Grade gefiedert. An Keimpflanzen sehen wir hübsch, dass die ersten Blätter einfach, die weiteren bereits — aber nur einfach — gefiedert sind, bis die letzten erst eine vollkommene Zusammensetzung erlangen. Auch an der keimenden *Robinia* und *Acacia* (Fig, 185, 299) haben wir denselben Fall. Noch besser können wir dies an den Blättern der *Gleditschia* (Fig. 318) verfolgen. Das Gleiche kommt in der Jugend an den Blättern von *Parkinsonia aculeata* vor. Hier haben wir vorerst Blätter, welche einfach gefiedert sind, worauf dann doppelt

Fig. 318. **Gleditschia triacantha**. Blatt, dessen Seitenblättchen sich nur teilweise in gefiederte Segmente verwandeln. (Original.)

gefiederte nachfolgen. Zwischen beiden gibt es keine allmählichen Übergänge. Ja es sind Blätter vorhanden, an denen die Fiedern sich neuerdings in Fiedern teilen, aber darunter gibt es statt der letzteren einfache, ungeteilte Blättchen. Daraus ist klar zu ersehen, dass diese einfachen Blättchen den Fiederabschnitten gleich sind; hiemit gelangen wir aber auch zu der Erkenntnis, dass die Pflanze keine Übergangsstadien durchzumachen braucht, sondern mit einem Sprung eine zusammengesetztere Gestalt anzunehmen vermag. Dem gegenüber machen bei anderen Pflanzenarten (so bei den Umbelliferen, Ranunculaceen, Rosaceen u. a.) die Blätter an einer und derselben Pflanze alle Stadien von der einfachen bis zur gefiederten Form durch. Die ersterwähnte Art der Blatteilung ist bei den Leguminosen allgemein verbreitet. Auch dort, wo ursprünglich ein ganzes Blatt vorhanden ist, welches sich teilen soll, kommen keine allmählichen Übergänge vor, wie wir dies bei der Gattung *Lathyrus* kennen gelernt haben (Fig. 272). Statt dass sich die Seitenblättchen allmählich durch Einschnitte aus dem ganzen Blatte bilden würden, kommt auf einmal ein ganz fertiges Seiten-

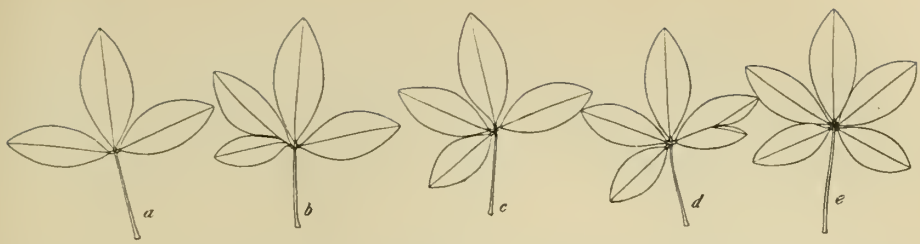


Fig. 319. **Cytisus Laburnum.** Entstehung des 5zähligen Blattes aus dem 3zähligen. (Original.)

blättchen samt dem Stiel zum Vorschein, gleich als ob es jemand aus der Spreite des ganzen Blattes herausgeschnitten hätte. An der zweiten Seite aber ist die ganze Blatthälfte noch einfach. Dieser, in der phylogenetischen Entwicklung des Blattes so gewichtige Unterschied ist bisher unbeachtet geblieben. Die Entwicklung der Blätter der Leguminosen scheint uns eine Bestätigung der Mutationstheorie zu sein, denn wir sehen hier die latente Fähigkeit der Pflanze, mit einem Schlage ein zusammengesetzteres Organ ohne allmähliche Entwicklung zu bilden.

Eigentümlich ist, dass auch bei den Leguminosen die Gliederung des Blattes sprungweise nur insoweit erfolgt, als es sich um die, für die betreffende Art normale Form, oder mit anderen Worten gesagt, um ein erblich stabilisiertes Merkmal handelt. Auch bei diesen Pflanzen kommt aber neben der plötzlichen Gliederung die fortschreitende vor — allerdings nur in abnormalen Fällen. Die, wie immer gefiederten Blätter, können nämlich ihre Blättchen in abnormer Weise noch weiter teilen, wie dies allgemein bei dem gemeinen *Trifolium pratense* bekannt ist, dessen Blätter abnorm auch 4—8zählig gefingert sind. Einen ähnlichen Fall veranschaulicht uns die Fig. 319 an *Cytisus Laburnum*. Hier kommen nämlich statt der normal dreizähligen Blätter 4—5zählige vor. Aber zwischen denselben sind deutliche Übergänge, wo die einzelnen Blättchen sich mehr oder weniger tief in zwei Blättchen teilen. Sonderbar ist hiebei, dass diese Erscheinung am ganzen Baume allgemein war und zwar in der Regel immer am 10. Blatte. Das erkläre ich mir dadurch, dass an der jungen Pflanze diese Abnormität am 10. Blatte zum Vorschein gelangte und dann beim weiteren Wachstum an der ganzen Pflanze sich wiederholte.

Die Blatteilung ist im wesentlichen zweierlei: fiederartig oder fingerartig. Die fiederartige entsteht aus einfachen Blättern mit einem einzigen Hauptnerv; so entstehen die Seiten- und ein Endblättchen. Wenn dieses verkümmert, so entsteht das paarig-gefiederte Blatt. Einige *Sapindaceen* (Cupania, Talisia u. a.) besitzen einfach unpaarig gefiederte Blätter, wobei auch das Endblättchen zu einer dünnen Spitze verkümmert, welche aber seitlich an der Basis eines Endblättchens steht. Dieses Endblättchen stand nämlich ursprünglich seitlich unter der Spitze, hat aber später die terminale Stellung eingenommen und die Endspitze seitlich ge-

Fig. 320. **Spiraea Ulmaria** L. Gefiedertes Blatt mit stufenweise an Grösse abnehmenden Seitenblättchen, s') Stipellen, s) Stipeln, o) Stengel. (Original.)

drückt. Auf diese Weise entsteht also ein scheinbar unpaarig-gefiedertes Blatt. Die fingerartigen Blätter entstehen aus einem einfachen Blatt mit mehreren Hauptnerven, welche fingerförmig aus der Blattbasis in die Spreite auseinanderlaufen *(Aralia* und die verwandten Gattungen). Die dreizähligen, fingerförmigen Blätter pflegen aber am häufigsten nur rudimentäre Formen des unpaarig-gefiederten Blattes, an welchem sich die Seitenblättchen nicht entwickelt haben, zu sein. So ist es meistenteils bei den Leguminosen (aber keineswegs allgemein!) und bei den Rosaceen der Fall. Bei der Gattung *Fragaria* z. B. entstanden sie nicht aus dem einfachen, dreinervigen Blatte, sondern aus dem unpaarig-gefiederten, an welchem die Seitenblättchen abortierten. Einen Beleg dafür bieten ganze Übergangsreihen bei den verwandten Gattungen *Potentilla*, *Agrimonia*, *Geum* usw., dann abnorme Fälle, wo faktisch statt dreizähliger Blätter unpaarig-gefiederte erscheinen (Fig. 1). Nebenbei jedoch kommt bei Fragaria ebenfalls eine Abnormität von derselben Art, wie bei dem oben beschriebenen Cytisus Laburnum, vor. Auch diese zuletzt erwähnte Teilungsart ist erblich konstant geworden, denn wir finden dieselbe hie und da als stabiles Kennzeichen bei einigen Leguminosen *(Caragana frutescens, Trifolium Lupinaster, Zornia tetraphylla* u. a.).

Die Blätter der Gattung *Agrimonia,* dann von *Solanum tuberosum* und *Spiraea Ulmaria* sind zwar durchweg unpaarig-gefiedert, aber zwischen den seitlichen Fiederblättchen befinden sich andere, viel kleinere, manche davon bis fast verkümmerte. Dies wird von den Ontogenetikern dahin erklärt, dass es sich da um ursprünglich mit den grossen gleichwertige Fiederblättchen handelt, deren Entwicklung frühzeitig zum Stillstand gelangte. Der Entwicklungsgang derselben bei *Spiraea Ulmaria* (Fig. 320) ist der gleiche, wie bei dem ganzen Blatte. Sie sind nämlich unter den grossen Fiederabschnitten am grössten und verkleinern sich stufenweise bis zu den unteren Hauptabschnitten. Unter den Hauptabschnitten finden sich ausserdem kleine Blättchen, die wohl als Stipellen anzusehen sind,

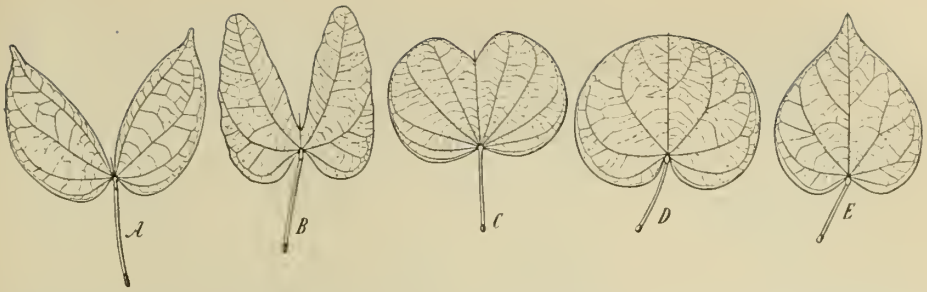


Fig. 321. Phylogenetische Entwicklung des einfachen Blattes von **Cercis Siliquastrum** (D) und **C. canadensis** (E) aus dem einpaarig gefiederten Blatte der **Bauhinia gujanensis** Anbl. (A). B) **Bauhinia** sp., C) **Bauhinia variegata**. (Original.)

welche gleichsam ein Analogon der Nebenblätter am Grunde des ganzen Blattes darstellen. Hiemit wird die stufenartige Zusammensetzung des Blattes von *Spiraea Ulmaria* sehr interessant.

Die Reduktion des unpaarig-gefiederten Blattes kann so weit gehen, dass alle Seitenblättchen verkümmern und so kommt schliesslich am Blattstiele ein einziges, einfaches Blatt zum Vorschein (Desmodium, Rhynchosia, Anthyllis), welches tatsächlich allerdings ein einfaches, phylogenetisch aber ein unpaarig-gefiedertes ist! Abnorm kommen auch statt unpaarig-gefiederter Blätter einfache Blättchen vor; eine solche Abnormität ist bei *Robinia Pseudacacia* und *Fraxinus excelsior* in der Gartenkultur zur dauernden Rasse geworden.

Auch bei den paarig-gefiederten Blättern abortieren manchmal die unteren Seitenblättchen, wodurch eine eigentümliche Blattform zustande kommt, wo am Blattstiele nur zwei Blättchen sitzen, eine Form, welche in der Pflanzenwelt ziemlich verbreitet ist (Bauhinia, Hymenaea u. a.). Eine interessante Gestalt erlangt das zweimal paarig-gefiederte Blatt dann, wenn ein Blättchen des Seitenpaares zu einer kleinen Borste verkümmert, wie wir dies an der mexikanischen *Mimosa chlorophylla* Presl sehen. Bei einigen Leguminosen sind die Blätter paarig-gefiedert, im ersten und zweiten Grade bloss mit einem Blattfiederpaar.

Eine sehr bemerkenswerte Form zeigen die Blätter der Gattung *Bauhinia* und der verwandten Caesalpiniaceen. *Hymenaea Courbaril* z. B. besitzt ein paarig-gefiedertes Blatt, aber nur mit einem Blättchenpaar. Ähnliches findet man bei einigen Arten der Gattung *Bauhinia* (B. uniflora Wts., B. gujanensis Anbl.). Bei *B. rubiginosa* Berg. (Brasil.) finden wir aber an einer und derselben Pflanze Blätter mit beiden, untereinander freistehenden, und wieder Blätter mit allmählich von der Basis bis zu $^2/_3$ zusammengewachsenen Blättchen. In der Linie, wo sie zusammenwachsen, ist ein schwacher Nerv wahrzunehmen, welcher aus der Achsel des Ausschnittes noch als Granne ausläuft. Diese Granne sitzt als Rudiment des Endblättchens des unpaarig-gefiederten Blattes stets zwischen den beiden freistehenden Blättchen bei der Gattung Bauhinia und deren Verwandten.

Fig. 321 a. **Hosackia subpinnata**. Stengelpartie mit abstehenden Blättern, deren 2 Fiederblättchen spurlos abortieren. (Original.)

Der Umstand, dass der Mittelnerv viel schwächer als die in die beiden Lappen verlaufenden Seitennerven ist, beweist am besten, dass es sich da nicht etwa um den Hauptnerv eines einfachen und ausgeschnittenen Blattes handelt. Schliesslich gibt es Arten (B. variegata L. — Luzon), deren beide Blättchen zu einem ganzen, einfachen Blatte zusammenwachsen (Fig. 321). Nur ein schwacher Ausschnitt am Ende deutet noch dessen Entstehung aus zwei Blättchen an. Hier unterscheidet sich auch schon der Mittelnerv durch seine Dicke von den anderen nicht. Solche scheinbar einfache Blätter kommen ebenfalls bei *Cercis Siliquastrum* vor, welche wir als wirklich einfach ansehen müssten, wenn wir die Blattformen bei den verwandten Arten nicht kennen würden. Übrigens läuft der Nerv auch bei dieser Pflanze in eine kurze Granne aus, namentlich dann, wenn das Blatt manchmal am Ende abnorm tief ausgeschnitten ist. In ähnlicher Weise zeigen auch *C. occidentalis*, *C. canadensis* und *C. chinensis* (E) anscheinend ein einfaches, zugespitztes Blatt mit einem Hauptmittelnerv, welcher stärker und länger ist, als die übrigen. Hier gibt es bereits ein solches Extrem, dass es fast unglaublich erscheint, wenn wir sagen, dass das Blatt (D, E) paarig-gefiedert ist. Und dennoch ist es so und muss es so sein auf Grund der Vergleichung mit der Verwandtschaft. Dann kommen auch hier abnorme Fälle vor, wo auch diese Blätter sich tief zweiteilig ausbuchten und in der Ausbuchtung die charakteristische Granne tragen.

Was wir da an den Gattungen *Bauhinia* und *Cercis* vorfinden, ist vom Standpunkte der phylogenetischen Morphologie überaus bemerkenswert. Es liegt uns in diesem Falle ein zweifacher Entwicklungsgang desselben Organs vor und zwar in entgegengesetzter Richtung. Das ursprünglich einfache Blatt hat sich nämlich derart geteilt, dass aus demselben ein paarig-gefiedertes Blatt (mit Abortierung des Endblättchens) entstanden ist. Dieses paarig-gefiederte Blatt wuchs aber wiederum beim weiteren Fortschritt der Entwicklung zu einem einfachen Blatte zusammen!

Der Abortus der Blättchen des ursprünglich unpaarig-gefiederten Blattes kann auch in anderer Weise erfolgen, wodurch abermals andere Modifikationen in der Gestaltung des ganzen Blattes zustande kommen. Die amerikanische *Hosackia subpinnata* G. Don. (Papilion.) besitzt die Blättchen des gefiederten Blattes (Fig. 321, a) am Stengel hinaufgerichtet. Der Stengel ist aber niederliegend, wodurch die Blättchen der unteren

Reihe zur Erde kämen, wo sie teilweise gedrückt und teilweise ein Hindernis wären — deshalb gelangten sie nicht zur Entwicklung. Nur das letzte unter dem Ende hat sich entwickelt, weil das Blatt hier sich von der Erde einigermassen erhebt.

Sehr häufig geschieht es, dass die Hauptrippe eines gefiederten Blattes breit geflügelt ist (Fig. 322). Beispiele dafür haben wir in Menge: *Weinmannia trichosperma*, *Inga*, *Rhus Osbeckii*, *Laxostylis alata*, *Quassia amara*, *Otophora alata* usw. Da entsteht nun wieder eine besondere Form, wenn die Seitenblättchen verkümmern. Ein Beispiel bietet uns der guatemalische Baum *Swartzia myrtifolia* L. (Fig. 323, Legumin.). Die grossen, unpaarig-gefiederten Blätter tragen hier zumeist zwei Paare von Seitenblättchen und eine geflügelte Mittelrippe. Dann und wann, wie dies schon bei unpaarig-gefiederten Blättern der Fall zu sein pflegt, entwickeln sich die Seitenblättchen nicht und das ganze Blatt erhält dann die in der Fig. 323, B abgebildete Form. Solche Blätter mit geflügeltem Stiele und gegliedert-abgeteiltem Endblatte werden dann bei einigen Bäumen überhaupt konstant. Einen hübschen Beleg dafür bemerkt man an *Citrus Aurantium*, dessen scheinbar einfache Blätter auch unpaarig-gefiedert sind.

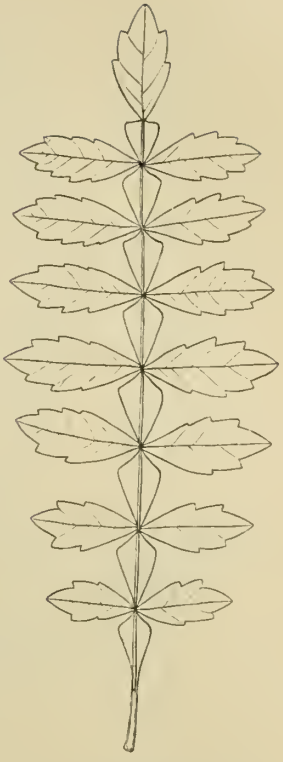


Fig. 322. Gefiedertes Blatt m. flügelartiger Mittelrippe von Weinmannia trichosperma Cav. (Original).

Die einfachen Blätter des in Brasilien einheimischen Baumes *Erythrochiton brasiliense* (Rutac.) sind ungefähr in der Mitte des harten Blattstiels deutlich gegliedert, desgleichen sind die Blattstiele von *Theobroma Cacao* unterhalb der Spreite gegliedert. Ob dies auch hier ein ursprünglich gefiedertes Blatt bedeutet, vermag ich wegen Mangels von Vergleichsfakten nicht zu beurteilen. Übrigens kommt die Gliederung der Blattstiele ziemlich häufig vor; so ist dieselbe bei der Gattung Oxalis allgemein. Bei der Gattung *Berberis* findet die Gliederung der Blätter in den Achselbüscheln an der Basis, bei den Stützblättern unterhalb der Spreite (Fig. 352) statt. Bei der verwandten *Mahonia* ist der Blattstiel an der Basis nicht gegliedert, allerdings aber ist dies der Fall bei der Rippe in den Noden und beim Stielchen unter der Basis des Endblättchens.

Wenn der Blattstiel des unpaarig-gefiederten Blattes und allenfalls auch die Mittelrippe auf Null reduziert ist, so erhalten wir die sonderbare Blattstellung, welche uns der Fall bei dem strauchartigen *Micrantheum ericoides* Dsf. (Euphorb., Australien — Fig. 324) veranschaulicht. Hier sitzen am Stengel auf einem konvexen Polster drei freistehende Blättchen,

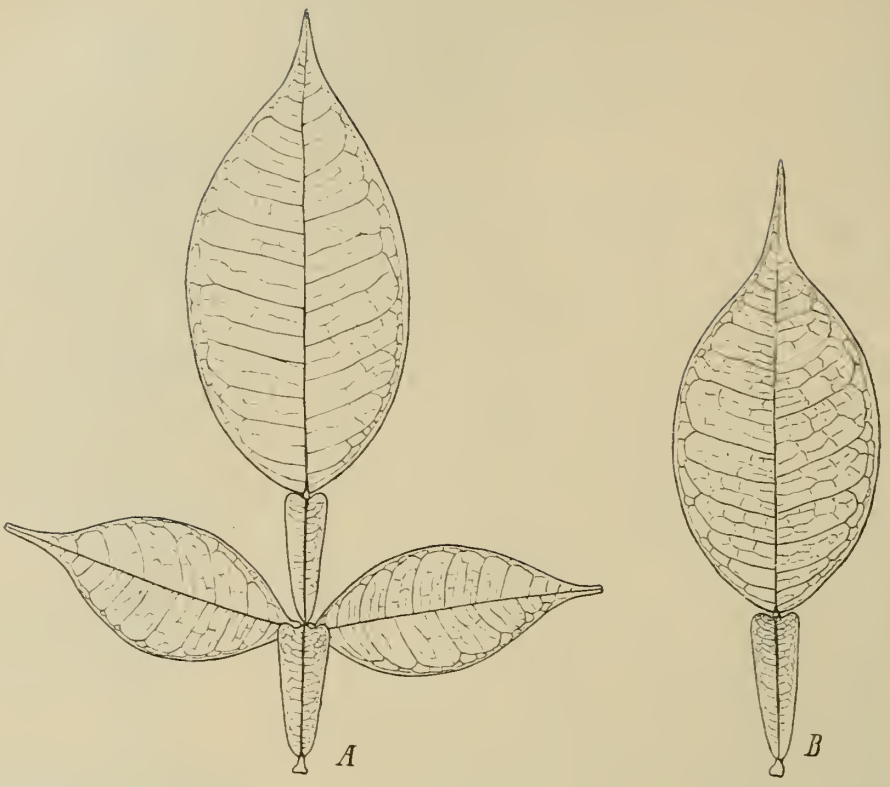


Fig. 323. **Swartzia myrtifolia** L. Zwei Blattformen von demselben Zweige. (Original.)

welche, jedes selbständig, schliesslich gliederartig abfallen. Es macht dies den Eindruck, als ob am Stengel drei selbständige Blätter genähert, oder, als ob neben dem mittleren Blatte zwei blattartige Nebenblätter vorhanden wären. Es sind dies aber in Wirklichkeit nur die Blättchen eines gefiederten Blattes, wofür nachstehende Umstände sprechen: 1. dass sich in der Achsel nur eine einzige Knospe mit gewöhnlicher, transversaler Orientierung befindet, 2. dass an den Seiten der zwei Aussenblättchen wahre Nebenblätter *(s)* sitzen, 3. dass jene drei Blättchen an der Achse als ein einziges Blatt in genetischer Spirale orientiert sind, 4. dass manchmal anstatt derselben ein einziges vorhanden ist, manchmal aber wieder zwei oder vier. *Bauera rubioides* (Saxifr. — Austral.) trägt gegenständige, aber bis zur Basis in drei selbständige, gleiche Blättchen geteilte Blatter, infolgedessen scheinbar sechsblättrige Quirle entstehen.

Bei den Leguminosen kommt diese Blattbildung häufiger vor; so sitzen auf einem Polster an der Achse drei freistehende Blättchen bei *Collaca stenophylla* Bnth., *Cyclopia teretifolia* E. Z., *Labichea lanceolata* Bnth. In allen diesen Fällen befinden sich an den Seitenblättchen kleine, manchmal fast rudimentäre Nebenblätter in Gestalt von kleinen Borsten.

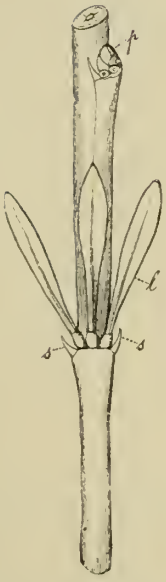


Fig. 324. **Micrantheum ericoides** Dsf. Ein Blatt ist in 3 selbständige Blättchen (l) geteilt, s) Stipulae. (Original.)

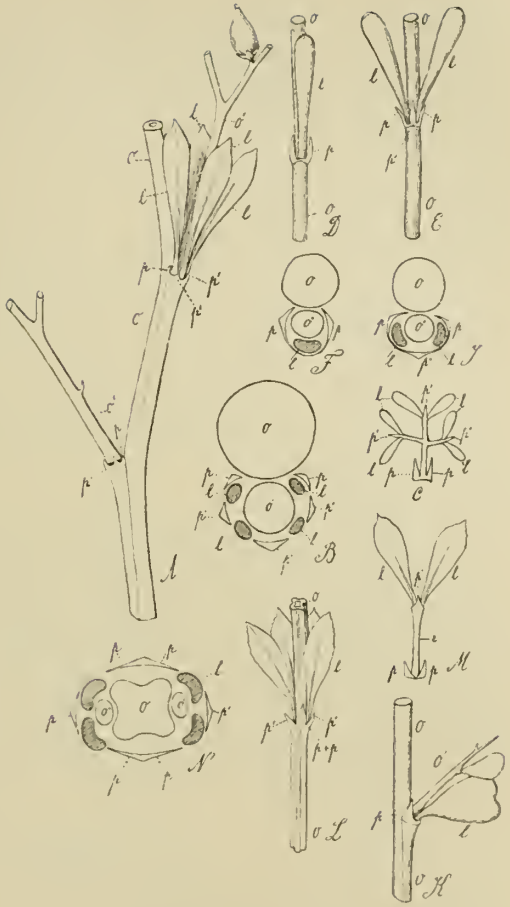


Fig. 325. A) **Nitraria Schoberi**, l) 4 Blättchen an einem Blattpolster, p) Nebenblätter, p') verkümmertes Endblättchen. B) Dazu Diagramm. C) Schematisch dargestelltes, gefiedertes Blatt dazu. D) Einziges Blatt am Zweige. E) Einfach geteiltes Blatt. F, J) Diagramme dazu. K) **Nitraria tridentata**, mit einfachen Blättern. M) Blatt von **Zygophyllum Fabago.** L) **Z. sessilifolium**, N) Dazu Diagramm. (Original.)

In der Achsel sieht man wieder eine Knospe. Besonders interessant ist die letzte derselben. Die Seitenblättchen sind nämlich hier bedeutend kleiner als die mittleren, so dass wir auf den ersten Blick vermuten könnten, dass hier ein einziges Blatt mit grossen, grünen Nebenblättern vorliegt. Es ist dies aber nicht der Fall, denn die eigentlichen Nebenblätter sitzen in der Gestalt von kleinen Borsten seitwärts an den Blättchen.

Gleichsam unbegreiflich scheinen die Blätter, was ihre Zusammenstellung anbelangt, an dem südrussischen Strauche *Nitraria Schoberi* (Zygophyllac.) zu sein. Wir wären kaum imstande, sie zu enträtseln, wenn uns nicht die Vergleichung einer ähnlichen Orientierung der Blätter bei einigen anderen Arten derselben Familie aus anderen Ländern zu Hilfe käme (Fig. 325).

Auf besonders hervorstehenden, polsterförmigen, am Zweige abwechselnden Vorsprüngen erblicken wir 4 einfache, spatelförmige, unter-

einander ganz freistehende Blättchen *(l)*. Äusserlich wird ihre Basis von 4 abwechselnden Schüppchen *(p, p')* umfasst. Die Orientierung aller Teile können wir an dem beigefügten Diagramm gut verfolgen. Wir haben also 4 freistehende Blättchen und 5 Schüppchen, welche insgesamt die Axillarachse (O') unterstützen. Aus diesem Umstande und ferner daraus, dass die ganze erwähnte Blattgruppe mit den benachbarten in regelmässiger, spiraler Folge abwechselt, kann bereits gefolgert werden, dass wohl alle Blätter und Schuppen zu einem einzigen Blatte gehören werden. Dies ist tatsächlich der Fall, denn an den jungen, sterilen Trieben (D, E) finden wir am Vorsprunge entweder nur ein oder auch zwei Blätter; im ersteren Falle ist das Blatt von aussen durch zwei seitliche Schuppen unterstützt, im letzteren aber durch drei. Die verwandte Art *N. tridentata* Df. (Cairo — K) zeigt überhaupt durchweg ein einziges Blatt mit zwei Schuppen, welche durch einen schmalen Saum verbunden sind und von aussen die Blattbasis umfassen.

Diese Umstände legen Zeugnis dafür ab, dass jene 4 Blätter am Vorsprunge eigentlich 4 Blättchen des geteilten Blattes darstellen. Wenn wir die Blätter des gemeinen *Zygophyllum Fabago* (M) vergleichen,*) so gehört kein besonderer Scharfsinn dazu, um zu begreifen, dass der Fall (E) derselbe ist, nur mit der Modifikation, dass der Blattstiel *(r)* auf Null reduziert wird. Dann sind freilich die Schüppchen *(p)* Nebenblätter des ganzen Blattes und *(p')* ist ein Schüppchen auf dem gefiederten Blatte (M), gleich der in der Mediane stehenden Schuppe *(p')* auf der Abbildung *(A)*. Es ist ein verkümmertes Blättchen des paarig-gefiederten Blattes. Deshalb ist im Falle (D), wo eigentlich dieses Endblättchen allein entwickelt ist, das Schüppchen *(p')* nicht ausgebildet. Die Verhältnisse bei *Nitraria Schoberi* werden wir uns auf Grund des Gesagten leicht erläutern, wenn wir uns das Blatt von *Zygophyllum* zum zweiten Grade gefiedert denken, etwa so, wie es die Abbildung Fig. C veranschaulicht. Wenn nun nicht nur der Hauptblattstiel abortiert, sondern auch die beiden Blattstiele der seitlichen Blätterpaare auf Null sich verkürzen, so erhalten wir dann natürlich 4 freistehende Blättchen *(l)*, drei häutige Schüppchen *(p')* und zwei ebensolche Schüppchen *(p)* als Nebenblätter — und damit ist das Diagramm (B) erklärt.

Mit Recht kann man sagen, dass die morphologischen Verhältnisse der Blätter bei *Nitraria Schoberi* überaus interessant und ein in der Pflanzenwelt isoliert dastehender Fall sind.

Eine eklatante Bestätigung der Richtigkeit unserer Auslegung der Blätter von *Nitraria Schoberi* bieten noch zwei südafrikanische Arten von *Zygophyllum* u. zw. *Z. sessilifolium* und *Z. spinosum* L. (L). Bei diesen sitzen an der vierkantigen Achse *(O)* im Quirl 4 spaltelförmige Blätter *(l)*.

*) *Nitraria* wurde mit Unrecht von einigen Autoren in die Familie der Rhamnaceen gestellt. Schon die hier dargestellten morphologischen Beziehungen beweisen, dass sie in die Familie der Zygophyllaceen gehört.

Hinter ihnen dann an der Basis abwechselnd 4 häutige Schüppchen (*p* + *p*, *p'*) — also ähnlich wie bei *Nitraria Schoberi*, nur dass hier jene Blätter rings um die Achse (*O*) sitzen. Die Sache verhält sich wiederum ganz einfach in der Weise, dass hier zwei gegenständige Blätter stehen, welche geteilt sind, wie auf der Abbildung *E*. Demzufolge erhalten wir zwei Schüppchen (*p'*) und weil sich die Nebenblattschüppchen beider Blätter berühren, so wachsen sie zusammen, wodurch zwei Schüppchen (*p* + *p*) entstehen.

In Argentinien ist eine andere Gattung der Zygophyllaceen, *Larrea*, verbreitet. Ihre Blätter sind ebenfalls gegenständig und mit Nebenblättern versehen, bei *L. divaricata* Cav. etwa so wie bei Zygophyllum paarig-gefiedert, nur mit zwei Seitenfiedern. Bei der Art *L. nitida* Cav. sind diese Fiedern in kleine Lappen bis zur Basis geteilt. Bei *L. cuneifolia* Cav. endlich sind beide Fiedern nicht nur ungeteilt, sondern sie laufen bis zur Blattstielbasis herab, so dass wir ein scheinbar einfaches, am Ende ausgebuchtetes und hier mit einer Borste versehenes Blatt erhalten. Bei *Larrea* ist das Blatt eigentlich nicht einmal vollkommen gefiedert, denn die Seitenfiedern sind nicht als selbständige Blättchen entwickelt. Wenn in der Ausbuchtung auf dem Ende nicht eine Borste vorhanden wäre, so müssten wir mit Ausnahme der *L. nitida* das ganze Blatt als ein einfaches ansehen. Die benachbarten Gattungen aus der Familie der *Zygophyllaceen* und die Endborste belehren uns aber, dass wir hier ein ursprünglich einfaches, dann paarig-gefiedertes und neuerdings aus dem paarig-gefiederten durch Nichtdifferenzierung der Seitenblättchen einfach gewordenes Blatt vor uns haben.

8. Die Heterophyllie.

Dass an der jungen Pflanze die ersten Blätter anders als an der erwachsenen gestaltet zu sein pflegen, haben wir schon mehrerenorts erwähnt. Es ist dies aber auch vollkommen begreiflich, denn die ersten Blätter an der Keimpflanze kehren immer wieder zu der ursprünglichen Form zurück, in welcher das Blatt der Phanerogamen phylogenetisch zum erstenmale erschienen ist, oder welche die Mehrzahl der nahen Verwandten gewöhnlich entwickeln. Die späteren Blätter an der, in der Entwicklung fortgeschritteneren Pflanze verändern häufig ihre Gestalt und zwar fast durchweg aus biologischen Gründen, denn das Blatt muss zweckentsprechende Einrichtungen treffen, um den ungünstigen Einwirkungen seiner Umgebung zu trotzen und dabei doch gleichzeitig die Assimilations- und Transpirationsfunktionen zu verrichten.

Aber nicht nur die Keimpflanzen besitzen andere Blätter als die erwachsenen, auch an den letzteren können wir zuweilen an den verschiedenen Achsenteilen bedeutend differenzierte Blätter finden. Die Pflanze nimmt durch Wachstum zu und entwickelt in regelmässigem Fortgang das ganze Jahr,

oder wenigstens einige Monate hindurch — je nach der betreffenden Zone — ihre Blätter. Es herrscht dann, je nach der Gegend in den einzelnen Monaten verschiedenes Wetter (Nässe, Regen, Trocknis, Sonnenschein, Wind, Stürme, Kälte, die Länge des Tages und der Nacht usw.), so dass diesen Einflüssen und Umständen entsprechend auch die Blattform sich ändert.

Schliesslich ist es wohlbekannt, dass die Form der Blätter sich sehr nach dem Medium richtet, in welchem die Pflanze lebt. Es gilt dies allerdings in erster Linie von den in der Luft lebenden Land- und Wasserpflanzen. Aber auch die in der Luft lebenden verändern ihre Gestalt, was die Blätter und Bekleidung betrifft (Sumpf-, Felsen-, salzliebende Pflanzen etc.) Doch über den letzterwähnten Punkt werden wir noch besonders im nachfolgenden Kapitel handeln.

Die Veränderung der Blattform wird bereits im jüngsten Stadium der Pflanze an dem Achsenscheitel, wo sich die Blatthöckerchen bilden, bestimmt. Das bereits angelegte und im ersten Grade der Entwicklung befindliche Blatt kann seine Form durch äusseren Einfluss nicht verändern. Wenn also eine Wasserpflanze ans Ufer gelangt und wenn sie in der Luft leben soll (Batrachium, Polygonum amphibium), so sterben alle von ihr bereits angelegten Blätter ab und beginnen sich neue zu bilden. Es ist also schon im Plasma der Pflanze eine, dem Scheitelmeristem gegebene Richtschnur enthalten, welche Form das letztere annehmen soll. Und das Plasma erteilt diese Richtschnur auf den Impuls der Umgebung, in welche die Pflanze geraten ist. Auch dieser Umstand bestätigt unsere, schon so oft ausgesprochene Ansicht, dass in dem Plasma selbst die latenten Fähigkeiten enthalten sind, jedwedes Organ der Pflanze hervorzubringen.

Die gemeine, xerophile *Campanula rotundifolia* zeigt die grundständigen Blätter an der erwachsenen Pflanze langgestielt, mit einer tief-herzförmigen Spreite, am Stengel aber lineal, sitzend. Die erstere Blattform entwickelt die Pflanze früher, oft schon in den Frühjahrsmonaten, die letztere zur Blütezeit in den Sommermonaten. Es gibt aber auch Varietäten, welche durchweg nur lineale Blätter tragen! Diese Varietäten wachsen aber im Süden Europas auf trockenen Felsen und beginnen sich zu entwickeln, wenn dort bereits trockenes, warmes Wetter herrscht.

Einige Arten der Gattung *Scabiosa (S. pyrenaica, holosericea, dubia)* entwickeln grundständige Rosetten breiter, am Rande bloss ein wenig gezähnter Blätter, an den blühenden Stengeln aber entwickeln sich tief fiederteilige Blätter mit linealen Abschnitten. Die Rosettenblätter gelangen im Frühjahr zur Entwicklung, dagegen die Stengelblätter erst in den Sommermonaten — also ein ähnliches Verhältnis, wie bei der bereits vorerwänten Campanula-Art.

Ähnlicher Beispiele könnten wir eine grosse Anzahl anführen (*Pimpinella Saxifraga, Festuca heterophylla, Androsace sarmentosa* u. s. w.).

Aber auch bei den einjährigen Pflanzen sehen wir beträchtlich differenzierte grund- und stengelständige Blätter. Ein frappantes Beispiel stellt in dieser Beziehung *Lepidium perfoliatum* (Crucifer.) dar, dessen Blätter an der unteren Stengelpartie fiederteilig mit linealen Abschnitten, während die am oberen Stengelteile breit-herzförmig, tief umfassend und ganzrandig sind.

Hier wird wohl der Einfluss der Witterung ein geringer sein, da sich die Pflanze verhältnismässig rasch entwickelt; es dürften daher in diesem Falle andere biologische Momente einwirken.

Auch an den Sträuchern und Bäumen kann man manchmal, was die Form anbelangt, bedeutend differenzierte Blätter beobachten. Die Gründe dieser Differenzierung sind hier verschieden: es können da klimatische Einflüsse, oder auch atavistische Reminiscenzen oder endlich gar Vorkehrungen gegen Insekten u. a. m. eine Rolle spielen. Ein naheliegendes Beispiel haben wir an der gemeinen Zitterpappel *(Populus tremula)*. Die Blätter an den einjährigen Wurzelschösslingen sind, was Form, Grösse und Bekleidung anbelangt, den Blättern an den Kronenzweigen fast ganz unähnlich. Hier entscheiden gewiss weder klimatische noch biologische Bedingungen und es ist wohl richtiger, wenn wir die Blätter der erwähnten Schösslinge als eine atavistische Erscheinung auffassen.

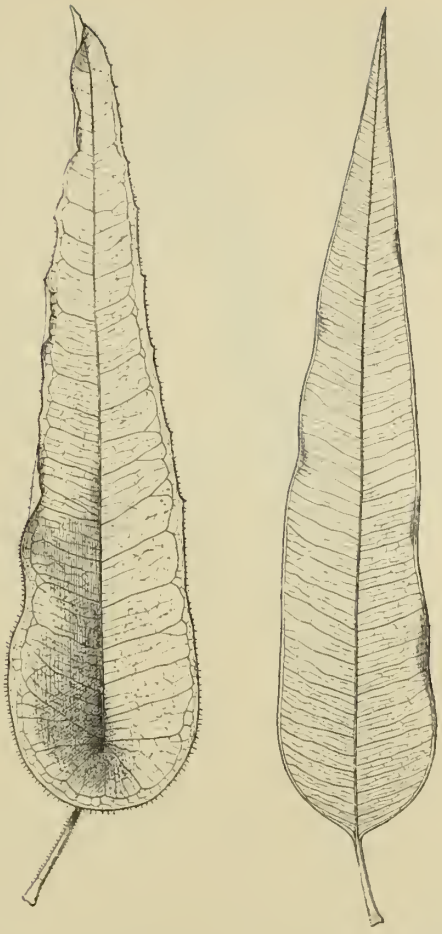


Fig. 326 **Eucalyptus citriodora.** Links ein Blatt der Keimpflanze, rechts an älteren Zweigen. (Original.)

Berühmt ist in dieser Beziehung der riesige Baum *Eucalyptus globulus*, dessen Stamm nach der Keimung bereits im zweiten Jahre die Höhe von 8 *m* erreicht. Zu dieser Zeit befinden sich am Stamme und an den Zweigen ausschliesslich breite, tief-herzförmige, gegenständige, an den vierkantigen Zweigen wagrecht abstehende Blätter mit differenzierter Ober- und Unterseite. In den späteren Jahren bilden sich an den Zweigen ganz andere und zwar derart verschiedene Blätter, dass es fast unglaublich erscheint,

dass sie einem und demselben Individuum angehören. Sie sind nämlich gestielt-lanzettlich, lang-zugespitzt, an den runden Zweigen abwechselnd, vertikal gestellt und sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite gleichartig ausgebildet. *Eucalyptus citriodora* entwickelt an der jungen, einjährigen Pflanze am Grunde umfassende oder durchwachsene, am Rande gezähnte und stark drüsighaarige (angenehm riechende) Blätter. Aber schon im zweiten Jahre, sowie in allen folgenden Jahren trägt dieselbe ganz andere Blätter: länglich lanzettliche, langzugespitzte, lederartige, glatte, zum Stiele verschmälerte. Auch die Nervatur beider Blattformen ist verschieden (Fig. 326).

Der gemeine Maulbeerbaum *(Morus)* besitzt die ersten Stengelblätter tief ausgebuchtet, die weiteren allmählich ganz, nur einfach gezähnt. Der Epheu *(Hedera Helix)* trägt an den sterilen Zweigen Blätter von der bekannten fünflappigen Form, an den Blütenzweigen dagegen eiförmige oder lanzettliche, ganzrandige. Der afrikanische Baum *Turraea heterophylla* Harv. (Meliac.) besitzt zweierlei Blätter: die einen an den verlängerten Zweigen sind tief-lappig (etwa den Blättern der Eiche ähnlich), die anderen an den verkürzten Axillarzweigen verkehrt-eiförmig, ganzrandig.

Eine überraschende Variation der Blätter an einem und demselben Baume findet man in der Familie der *Proteaceen*, welche in trockenen Gegenden Australiens und Südafrikas heimisch ist. *Nivenia parvifolia* R. Br. (Fig. 327) trägt an einem und demselben Zweige in der unteren Partie gabelig-geteilte Blätter mit steifen, rundlich-linealen Abschnitten, an der oberen ungeteilte, flache, kleinere, spatelförmige Blätter. *Hakea trifurcata* R. Br. hat an den Zweigen ersten Grades grosse Blätter, welche in 2—3 lineale, steife, stielrunde Abschnitte geteilt sind (Fig. 327, A), an den Zweigen zweiten Grades aber sind in der unteren Partie die Blätter flach, elliptisch, ganzrandig, gestielt. Diesen Blättern folgen andere nach, welche wieder so geteilt sind, wie die ersteren. Der Unterschied in der Blattform in den beiden vorerwähnten Fällen ist so bedeutend, dass etwas ähnliches nur noch bei den Wasserpflanzen vorkommt. In den bereits erwähnten Fällen leben aber die ganzen Pflanzen in der Luft und wechseln beide Blattformen an denselben Achsen gleichzeitig hintereinander ab in der Weise, dass zwischen beiden extremen Formen keine Übergänge vorhanden sind. Es ist das gewiss ein interessantes Objekt zum Nachdenken, vom morphologischen und biologischen Standpunkte aus.

Den bedeutendsten Unterschied in der Gestaltung der Blätter finden wir aber bei Pflanzen, welche entweder ganz im Wasser leben, wobei einige (gewöhnlich die oberen an der Achse) auf der Wasseroberfläche schwimmen, oder welche teilweise im Wasser und teilweise am Ufer in der Luft wachsen, indem sie bloss im Schlamme wurzeln. In Betreff der Lebensweise ist da *Polygonum amphibium* am bemerkenswertesten, welches bald in tiefen Teichen, bald an Teichufern, bald auch in Feldern oder Gärten, ja selbst auf trockenen, steinigen Lehnen vorkommt. Wenn es im Wasser lebt, so besitzt es langgestielte Blätter, deren Spreiten auf dem

Fig. 327. Heterophyllie von **Hakea trifurcata** (A) und **Nivenia parvifolia** (B); a) die geteilten, b) die flachen Blätter. (Original.)

Wasser schwimmen, die Spreite ist dann kahl, glänzend, an der Basis herzförmig, länglich-elliptisch. Wenn die Pflanze auf trockenem Boden vorkommt, so sind die Blätter länglich-lineal, zugespitzt, kurzgestielt und — so wie die ganze Pflanze — behaart.

Roripa amphibia entwickelt an den, am Ufer wachsenden Pflanzen ganze, nur am Rande gezähnte Blätter, im Wasser jedoch beginnen sich die Blätter in schmale Abschnitte zu teilen. Ähnlich benimmt sich *Batrachium*, dessen verschiedene, aber einander ziemlich ähnliche Arten in stehenden und fliessenden Gewässern leben. Die im Wasser untergetauchten Blätter sind in haarförmige Fiedern zerschlitzt, während die auf der Wasseroberfläche schwimmenden flach, grün, rundlich-herzförmig, nur seicht ausgerandet und handnervig erscheinen. Wenn ein solches Batrachium auf Sand oder Schlamm gerät, wohin das Wasser nicht reicht, oder wenn das Wasser in der Pfütze, in der das Batrachium früher frei schwamm, austrocknet, so beginnen sich am Stengel zwar nicht flache, aber fiederteilige Blätter mit mehr oder weniger breiten Abschnitten — von einer, gewissermassen den Übergang zwischen den schwimmenden und untergetauchten Blättern darstellenden Form — zu bilden. Ähnlich verhält es

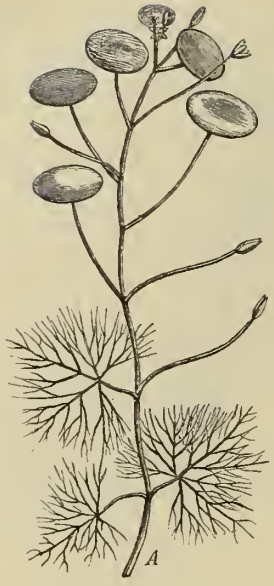


Fig. 328. **Cabomba aquatica**. Heterophyllie.

sich mit *Limnophila heterophylla* (Scrophular.), an welcher sich ebenfalls die untergetauchten Blätter haarig-gespalten und die auf dem Wasser schwimmenden flach, klein-gezähnt vorfinden. Etwas dem Ähnliches können wir auch an *Bidens Bekii* (Composit.) beobachten. *Cabomba aquatica* (Nymphaeac.) hat die untergetauchten Blätter haarig-gespalten, die schwimmenden jedoch flach, schildförmig, ungeteilt (Fig. 328). *Elatine Alsinastrum* trägt am Stengel über dem Wasser dreizählige Quirle breiter, einfacher, fast rundlicher Blätter, unter dem Wasser teilen sich aber diese Blätter in schmale, lineale Abschnitte, wodurch vielzählige Blattquirle auf die Art der Gattung Hippuris entstehen. Die Spaltung des untergetauchten Blattes in lineale Abschnitte ist bei den dikotylen Arten eine verbreitete Erscheinung. Die Pflanze gewinnt dadurch nicht nur eine bessere Stütze beim Schwimmen, sondern auch eine grössere Fläche für die Respiration. Seltener sind die untergetauchten Blätter bei den Dikotylen häutig, durchscheinend, bandförmig in die Länge ausgezogen, aber ungeteilt Dies ist z. B. der Fall bei der Gattung *Callitriche*, wo die untergetauchten Blätter häutig, lineal in die Länge gezogen, die schwimmenden dagegen gestielt und löffelförmig sind. Auch die terrestrischen Formen entwickeln durchweg löffelförmige Blätter. Sonderbar gestaltete Blätter bemerkt man am *Nuphar Spennerianum*, welches die untergetauchten Blätter kurzgestielt, membranartig, am Rhizome rosettenbildend besitzt, wogegen die schwimmenden Blätter langgestielt, lederartig, grün und tief-herzförmig vorhanden sind.

Allen diesen im Wasser lebenden Arten gegenüber bildet *Hippuris vulgaris,* obzwar sie teils untergetaucht im Wasser, teils hoch über demselben wächst, ihre Blätter einfach-lineal, in allen Fällen gleich; die untergetauchten sind bloss mehr häutig.

Die untergetauchten Blätter der Monokotylen sind nicht gespalten, sondern immer mehr oder weniger zart-häutig, durchscheinend, einfach lineal-bandförmig. So zeigt z. B. *Sagittaria sagittaefolia* eine ganze Gradation von Blattformen zwischen häutig-bandförmigen, untergetauchten und langgestielten, tief-pfeilförmigen terrestrischen. Die auf dem Wasser schwimmenden sind sehr breit, flach, tief-herz-pfeilförmig. Ähnlich verhalten sich *Alisma Plantago*, *A. natans* u. a. Viele Arten der Gattung *Potamogeton* besitzen bloss untergetauchte, häutige und durchscheinende Blätter (P. compressus, crispus u. a.), bei anderen Arten dagegen sind die untergetauchten Blätter häutig und bandförmig, während die schwimmenden flach, leder-

artig, elliptisch und grün (P. heterophyllus, natans u. a.). Überhaupt gilt die Regel, dass die untergetauchten Blätter der Monokotylen immer durchscheinend, zart-häutig entwickelt erscheinen. Auch die schwimmenden Arten der Gattung *Lemna* sind grün, linsenförmig (L. minor u. a.), während die untergetauchten durchscheinend und membranartig vorkommen (L. trisulca). Aus den hier angeführten wenigen Beispielen*) haben wir bereits hinreichend erkannt, wie eine und dieselbe Pflanzenart in verschiedenen Medien und unter verschiedenen Lebensbedingungen rasch und leicht die Form ihrer Blätter und sogar ihre ganze Zusammensetzung ändern kann. Dies mag uns auch zur Belehrung dienen, dass wir uns in der Systematik und Floristik nicht durch die oft sogar abenteuerlich wandelbaren Formen der vegetativen Organe mancher Arten täuschen, und sie nicht gleich als verschiedene Arten von systematischem Werte gelten lassen. Die Verschiedenheit der Blattformen und anderen vegetativen Organe an zwei Pflanzen muss nicht immer einen Beweis bilden, dass dieselben auch systematisch verschieden sind. Zur Beurteilung des systematischen Wertes müssen auch zahlreiche andere morphologische und biologische Momente in Betracht gezogen werden, deren ganzer Inbegriff uns erst ein Bild der systematischen Einheit bietet.

9. Die, durch den Einfluss des Klimas und Bodens bedingten Blattformen.

Die grünen Blätter haben als hauptsächlichste Aufgabe eine Assimilationsfunktion, welche sie unter allen Umständen, unter denen sie sich auf ihren Standorten befinden, auszuüben sich bemühen. In den allermeisten Fällen schickt sich dazu die Form des flachen Blattes, wie wir dieselbe gewöhnlich an den Pflanzen zu sehen pflegen. Auf ausgedörrten Felsen, in öden, regenlosen Sandwüsten würde aber eine Pflanze mit flachen und weichen Blättern nicht aushalten, da dieselben vertrocknen müssten. Deshalb haben sich die Pflanzen solcher Standorte ihre Blätter so eingerichtet, damit sie die Feuchtigkeit so lange als möglich erhalten, also wenig ausdünsten. Dies erfolgt in verschiedener Weise. Entweder umgeben sich flache Blätter mit einer harten Epidermis, in welche kleine Spaltöffnungen versenkt sind. Solche harte, lederartige Blätter zeigen die australischen und südafrikanischen Pflanzen (Proteaceen, Myrtaceen u. a.). Oder es verwandelt sich die flache Spreite in rundliche, derbe Formen, oder es tritt überhaupt eine Reduktion zu kleinen Schuppen ein, wobei die Achsen selbst sich in grüne, assimilierende Organe verwandeln. Manch-

*) Aus der einschlägigen reichen Literatur führen wir z. B. Qu. Paoli, Contribute allo studio della eterofilia. Nuovo Giorn. Botan. Ital. 1904. — M. Raciborski, Über die Verzweigung. Annal. du jardin botan. de Buitenzorg. 1900. an.

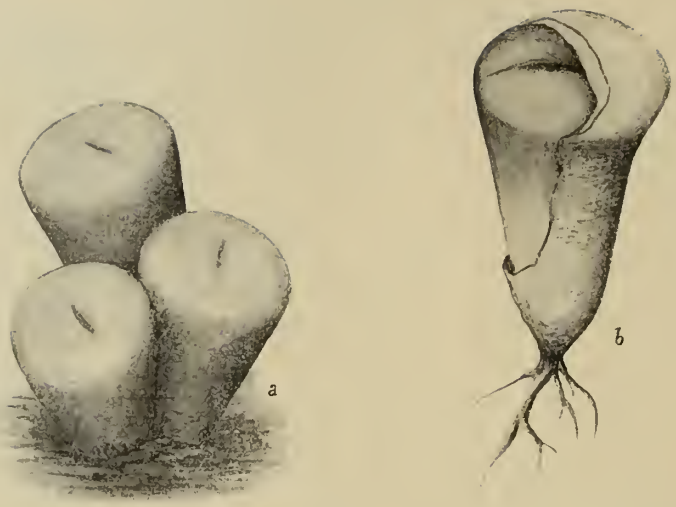


Fig. 329. **Mesembryanthemum truncatellum**, a) im Sommer, b) im Herbst, wo sich die alten Blätter abschälen. (Original.)

mal wieder verdornen in heissen Gegenden nicht nur die Achsen, sondern auch die Blätter. Neben solchen xerophilen Typen leben succulente Pflanzen, welche durch eine andere Einrichtung in ihren Blättern oder auch in ihrem ganzen Körper Wasservorräte aufspeichern. Hier sind die Blätter durchweg fleischig, saftig, selten flach, meistenteils rundlich oder sonst wie massiv und häufig sonderbar geformt. Bei uns sind es vorzugsweise die Gattungen *Sempervivum* und *Sedum*, deren Blätter dick und fleischig erscheinen. Aber noch viel bizarrere Formen erlangen die Blätter der Gattung *Mesembryanthemum*. Hier bilden sie mit der ganzen Pflanze nicht selten sehr zierliche Gebilde, an denen die ursprüngliche, flache Blattform vollständig verschwunden ist. Es sind dies verschiedenartig gekielte, kantig zugeschnittene, gezähnte etc. Blätter.

Alle anderen übertreffen in dieser Beziehung die Blätter von *Mes. obconellum* Haw. und *Mes. truncatellum* Haw. (Fig. 329). Beide Arten, insbesondere aber die letztgenannte, haben Ähnlichkeit mit glatten Kieselsteinen, wie solche in den Sandwüsten vorkommen (Südafrika). Die ganze Pflanze ist obkonisch, äusserlich vollkommen abgerundet, oben blässer und glänzend, an den Seiten dunkelgrün, inwendig fleischig. In der Mitte auf der Oberseite befindet sich eine tiefe Rinne, welche als schmale Ritze bis zur Basis der Pflanze führt, wo sich eine kleine Knospe verbirgt. Diese Knospe bildet den Abschluss der sehr kurzen Achse, welche offenbar zwei gegenständige, fleischige Blätter trägt, die so zusammengewachsen sind, dass oben nur eine schmale Spalte entstanden ist. Der Achsenscheitel (die Knospe) bildet abermals nur zwei gegenständige Blätter, welche im Frühjahr in ähnlicher Weise wachsen und anfangs auf Unkosten der

fleischigen, alten Blätter leben, die zuletzt an der Basis als trockene Hülle übrig bleiben. Wenn die Pflanze blühen soll, so verlängert sich die Knospenachse und aus der Spalte kommt dann die einzige Blüte heraus. Die Pflanze ist also ausdauernd und bildet alljährlich bloss zwei Blätter.

M. obconellum unterscheidet sich dadurch, dass in den Achseln der zusammengewachsenen Blätter in der Höhlung zwei Knospen entstehen, welche sodann die alten Blätter durchreissen und als zwei Individuen heraustreten. Der eigentliche Achsenscheitel verkümmert. Dadurch geschieht es, dass diese Pflanzen gruppenweise bei einander vorkommen. Salm-Dyck beschreibt mehrere solcher Arten, von denen *M. minutum* Haw. bloss die Grösse eines Erbsenkorns erreicht. Aber auch anderwärts, in anderen Familien gibt es Succulenten mit verschiedenartig ausgebildeten Blättern (Aloë, Agave, Haworthia u. a.).

Andere xerophile Pflanzen schützen sich vor allzugrosser Ausdünstung durch Verringerung der Transpirationsfläche ihrer Blätter, also durch Verkleinerung derselben, Bildung von geschützten Vertiefungen und Rinnen, Zusammenrollung und Zusammenlegung der Blätter, so dass sich dann die Respirationsfläche in einer geschlossenen Höhlung befindet (Stipa tenacissima, Festuca duriuscula u. a. m.).

Auch die am Pol und auf hohen Bergen in rauhem und kaltem Klima lebenden Pflanzen weisen eigene Ausbildung der vegetativen Organe, insbesondere der Blätter auf. Ihr Wachstum pflegt verkümmert, rasig, gedrungen zu sein und nimmt dasselbe häufig die Gestalt von dichten, kompakten Polstern an. Auch sind die Blätter der unter solchen Verhältnissen lebenden Pflanzen in der Regel weniger geteilt als in wärmeren Gegenden. Dies hat in Grönland Pansch an den Blättern des gemeinen *Taraxacum* und der *Saxifraga caespitosa* beobachtet. Übrigens zeigen auch die europäischen Hochgebirgsformen von *Taraxacum* (T. Steveni u. a.) nur wenig geteilte Blätter.

Die auf salzigen Standorten (am Meeresufer oder in salzhaltigen Sümpfen) wachsenden (halophilen) Pflanzen zeigen in den Blättern und Stengeln eine eigentümliche Einrichtung. Wir begegnen da wiederum fleischigen Blättern und Achsen, aber in anderem, zumeist geringerem Masse. Häufig pflegen da die Blätter auf kleine Schuppen oder blosse Wälle reduziert zu sein, welche mit dem fleischigen Teile des unterhalb desselben befindlichen Achsengliedes zusammenfliessen, wodurch die Pflanze ein eigenartiges Aussehen erhält, indem sie eine korallenförmige Gliederung annimmt (Salicornia, Halocnemum u. a.). Anderwärts sind die Blätter rundlich, zylindrisch.

Es ist uns unmöglich, hier so weit in die Details einzugehen, um alle Adaptationen der Pflanzen gegenüber klimatischen, chemischen und physikalischen Bodenverhältnissen darzulegen, welche sich nicht nur in der morphologischen Ausbildung der vegetativen Teile, sondern auch in

Fig. 330. **Andromeda japonica**. Umwandlung des Blattes in die Knospenschuppe. (Original.)

der anatomischen Zusammensetzung ihrer Gewebe abspiegeln. Dies ist Aufgabe der vergleichenden Pflanzengeographie und verweisen wir diesfalls auf die vortrefflichen Werke Schimpers und Warmings.

10. Die Metamorphose der Blätter an einer und derselben Pflanze.

Wenn wir an einem Pflanzenindividuum die Blätter der Stengelbasis bis zu den blütentragenden Zweigen, oder an einem Baumzweige die, aus

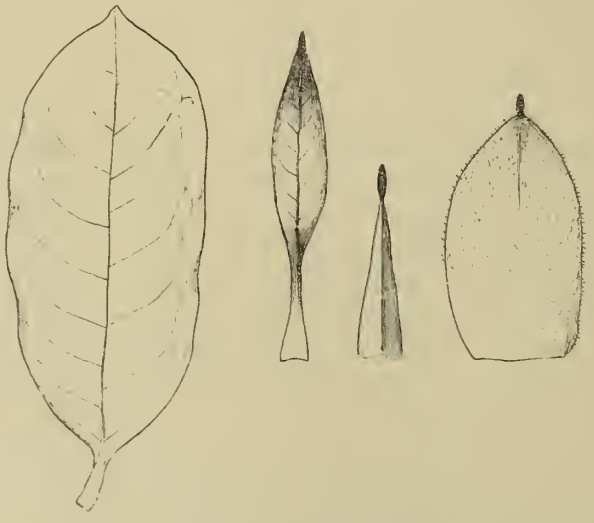


Fig. 331. **Rhododendron ponticum**. Umwandlung des Blattes in die Knospenschuppe. (Original.)

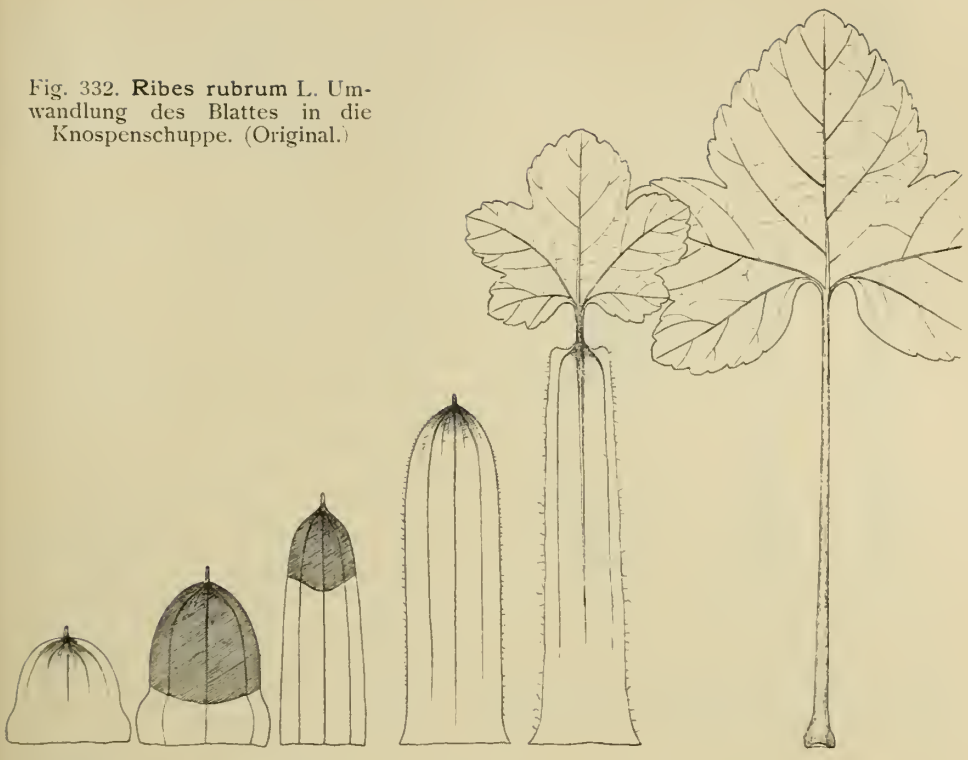


Fig. 332. **Ribes rubrum** L. Umwandlung des Blattes in die Knospenschuppe. (Original.)

ruhenden (eventuell überwinternden) Knospen aufwachsenden Blätter von unten bis zu den Blüten vergleichen, so finden wir, dass sie eine ganze Skala von Formen durchmachen. Die Nieder- und Schuppenblätter, sowie die Hochblätter (die in der Umgebung der Blüten oder der Inflorencenz befindlichen Blätter) sind stets kleiner und zumeist weniger oder gar nicht grün gefärbt, was ganz natürlich ist, da sie eine andere Funktion, nämlich die Aufgabe, in der Knospe die jungen grünen Blätter oder in der Inflorescenz die jungen Blüten einzuhüllen, übernommen haben.

Manchmal sind sie in der Inflorescenz überhaupt ohne alle Funktion und zeigen sie sich als reduzierte, unansehnliche Schuppen oder Wimpern. Ein andermal übernehmen sie die Funktion der Kronen selbst, indem sie sich in lebhaft gefärbte Deckblätter umwandeln (Melampyrum nemorosum, Euphorbia pulcherrima u. a.).

Die Niederblätter und Knospenschuppen verhalten sich vermöge ihrer Ausbildung verschiedenartig. Im ganzen lassen sich aber zwei Fälle unterscheiden: ob nämlich die grünen Blätter Nebenblätter tragen oder nicht. Im letzteren Falle werden sie kleiner, verlieren die Spreite und der Blattstiel selbst oder das ganze Blatt verwandelt sich in eine Schuppe. So erfolgt z. B. die Umwandlung des ganzen Blattes von *Daphne Cneorum* in Hüllschuppen und Brakteen unterhalb der Blüten. Auch die Knospen-

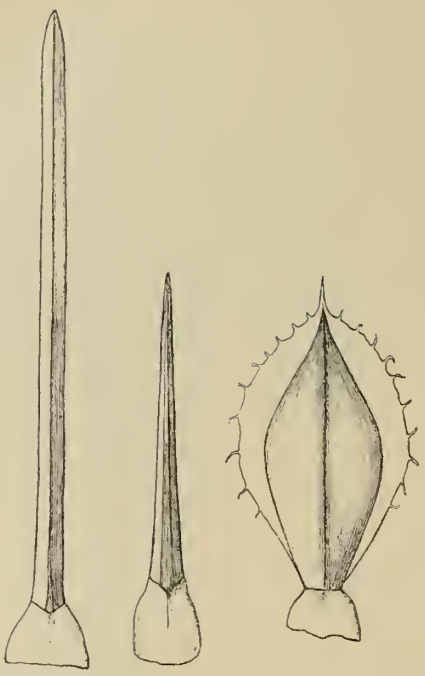


Fig. 333. **Pinus Pinea**. Umwandlung des Nadelblattes in die häutige Schuppe. (Original.)

schuppen der Gattungen *Andromeda* und *Vaccinium* (Fig. 330) stellen eine allmähliche Umwandlung des ganzen Blattes dar. Denselben Vorgang können wir bei der Gattung *Erica* beobachten. Man kann hier nirgends bemerken, dass die Spreite verschwinden und der Blattstiel sich verbreitern würde. Beide unterliegen gleichzeitig einer gleichmässigen Verkleinerung und Umwandlung. Dagegen sind die Knospenschuppen und Brakteen unter den Blütenstielen der Gattungen *Rhododendron* und *Ledum* als umgewandelte Blattstiele anzusehen, an denen die Spreite als rudimentäre Spitze sitzt (Fig. 331). Wenn aber die Nebenblätter entwickelt sind, so verwandeln sich dieselben in Hüllschuppen, während die Spreite in Gestalt einer rudimentären Spitze schwindet (Rosa, Quercus, Crataegus u. a.). Manchmal finden wir auch dort, wo die grünen Blätter keine Nebenblätter besitzen, in den Knospenschuppen am Blattstiel deutliche, häutige Nebenblätter mit verkümmerten Spreiten, bis schliesslich eine einfache Schuppe mit unbedeutender Spitze am Ende entsteht, welche der Spreite entspricht. Die Schuppe selbst entspricht dem Blattstiel mit Nebenblättern. Ein solches Beispiel haben wir bei den Gattungen *Ribes* und *Aesculus*. Die Schuppen von *Ribes rubrum* (Fig. 332) sind dunkelbraun, lederartig. Bei der Aufwachsung der Knospe zu einem verlängerten Zweige bildet sich fortschreitend an der Basis der Knospenschuppen ein häutiger Teil (die Schuppe wächst wie das Blatt an der Basis nach), bis sich derselbe schliesslich in einen Blattstiel verwandelt, welcher beiderseits mit häutigen Nebenblättern versehen ist. Das vollkommene grüne Blatt zeigt aber einen langen, nebenblattlosen Blattstiel. Die Brakteen in der Blütentraube sind im Wesentlichen von derselben Form und von gleicher Bedeutung, wie die Knospenschuppen. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei *Acer* und *Fraxinus*.

Sehr auffallend ist diese Erscheinung bei *Viburnum Opulus* L., wo die Nebenblätter der grünen Blätter nur als lange Wimpern an der Blattstielbasis entwickelt vorkommen. An den Knospen aber sind die Nebenblätter gross, häutig, mit einer unbedeutenden Spreitenspitze vorhanden. Die äusseren Schuppen schliesslich sind lederartig, etwa wie bei Ribes.

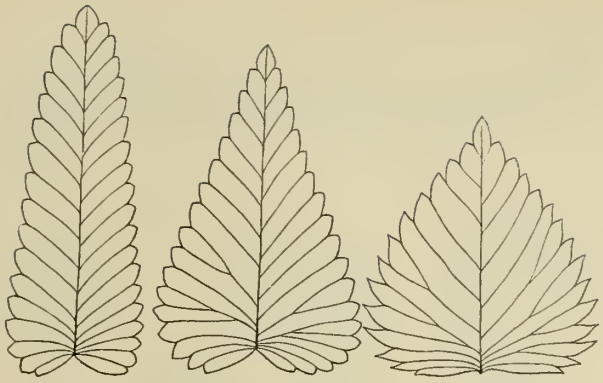


Fig. 334. **Rhinanthus major.** Umwandlung des Stengelblattes in das Hochblatt. (Original.)

An der jungen *Pinus Pinea* befinden sich an den Hauptzweigen grüne, lineale Nadelblätter (Fig. 333), welche den grünen Nadeln in den Brachyblasten ähnlich sind. Sie sitzen an dem hervorstehenden Polster. Am Ende der Zweige übergehen sie allmählich in häutige, die Knospen deckende Schuppen, aus deren Achseln dann die Brachyblaste emporwachsen. Der Übergang erfolgt dadurch, dass das grüne Nadelblatt sich allmählich verkleinert und schliesslich beträchtlich breiter wird, bis es eine elliptische, ausgebauchte, am Rande zart-häutige Form erhält. Es sitzt an demselben Blattpolster. Hier, bei *Pinus*, sind also die häutigen Schuppen eine direkte Umwandlung des ganzen, grünen Nadelblattes.

Dort, wo die Nebenblätter bedeutend entwickelt sind, abortiert die Spreite und bildet sich aus den Nebenblättern eine Knospenschuppe. Das nämliche findet bei den Hochblättern statt. Hübsche Beispiele in dieser Beziehung sind an den Gattungen *Rosa*, *Potentilla* u. a. zu finden.

Die Hochblätter entstehen überhaupt in ähnlicher Weise aus der Blattbasis, wobei die Spreite sich bis zum gänzlichen Verschwinden verkleinert. Ein einfaches Beispiel bietet uns die Gattung *Rhinanthus* (Fig. 334). Hier sind weder die Nebenblätter noch auch der scheidenförmige Blattstiel entwickelt. Wenn Scheiden oder Nebenblätter ausgebildet sind, so bleiben zum Schlusse bloss die letzteren übrig, während die Spreite verschwindet. Als Beispiel führen wir *Astrantia major* an.

So wie bei den Dikotylen, ist auch bei den Monokotylen das Verhältnis zwischen den Knospenschuppen, grundständigen Blättern, Rhizomschuppen, Hoch- und Laubblättern an derselben Pflanze ein ähnliches. Überall, wo die Laubblätter einfach sind (siehe S. 454), entstehen aus denselben Nieder- und Hochblätter durch einfache Verkleinerung oder Umwandlung (Luzula, Yucca). Dort, wo Nebenblätter und Ligulen entwickelt vorkommen, reduziert sich oder abortiert die Spreite und das Nieder- oder Hochblatt entsteht nur aus der Scheide des Nebenblattes (der Ligula).

Anschaulich erblicken wir dies an den Blütenährchen der Gramineen, wo die Hüll- und Deckspelzen nur eine Nebenblattscheide (das erste Blattglied) darstellen, auf welcher die Spreite in Gestalt einer reduzierten Granne sitzt oder spurlos abortiert.

Aus den eben angeführten Umwandlungen der Blätter resultiert die Richtigkeit unserer Theorie von den einfachen und zweigliedrigen Blättern und wäre es angezeigt, dieses interessante Thema monographisch eingehend zu bearbeiten. Uns will es auf Grund der angeführten Beispiele an *Daphne Cneorum*, *Andromeda*, *Pinus Pinea*, *Gingko* (S. 457) und *Ribes* scheinen, dass, wenn nicht alle, so doch ein grosser Teil der Blattstiele reduzierte oder abortierte Nebenblätter enthält und dass die Spreite als zweites Glied an demselben hervortritt. Anderwärts (Pinus, Daphne) ist das Blatt selbst das erste Glied oder ein Scheiden- oder Blattstielgebilde. Ich will diese Ansicht allerdings nicht verallgemeinern, weil mir genügende Studien in dieser Richtung nicht zu Gebote stehen, aber ich deute wenigstens ihre Wahrscheinlichkeit an.

b) Die zu anderen Zwecken modifizierten Blätter.

Im nachfolgenden werden wir jene Blätter behandeln, welche entweder vollständig oder wenigstens teilweise ihre Assimilationsfunktion verloren und andere Funktionen übernommen haben, zu welchem Zwecke auch die Adaptierung ihrer Form erfolgt ist. Es sind dies ausnahmslos vegetative Funktionen, denn die Geschlechtsfunktionen sind bloss den Blütenphyllomen zugewiesen, denen der gesamte dritte Teil unserer Arbeit vorbehalten ist. Je nachdem, welche Art von Vegetativfunktionen die besonders modifizierten Blätter verrichten, sind dieselben auch an verschiedenen Teilen der Pflanze gestellt. Die insektenfressenden Blätter wachsen, wie die anderen Blätter an den oberirdischen Achsen der Pflanze, die Nähr- oder Reserveblätter sitzen zumeist an den unterirdischen Achsen, die mechanischen Blätter an den Knospen oder auch an den oberirdischen Achsen. Die Blattdornen — als Reduktion der grünen Blätter — kommen an den vegetativen Achsen wo immer zum Vorschein.

Sowie die Nebenblätter (S. 439) sich manchmal an den vegetativen Achsen in extraflorale Drüsen verwandeln, so geschieht es auch dann und wann (aber sehr selten), dass das ganze Blatt sich in eine extraflorale Drüse verwandelt. Ein Beispiel haben wir in dieser Beziehung an der Gattung *Luffa* (Fig. 1—2, Taf. V), wo sich die Stützblätter *(a)* der Seitenachsen in dicke, fleischige Gebilde verwandeln, an denen sich einige runde, Honig ausscheidende Scheiben befinden. Diese Organe werden von den Ameisen häufig aufgesucht. Von welcher biologischer Bedeutung sie für die Pflanze sind, ist mir zur Zeit nicht bekannt.

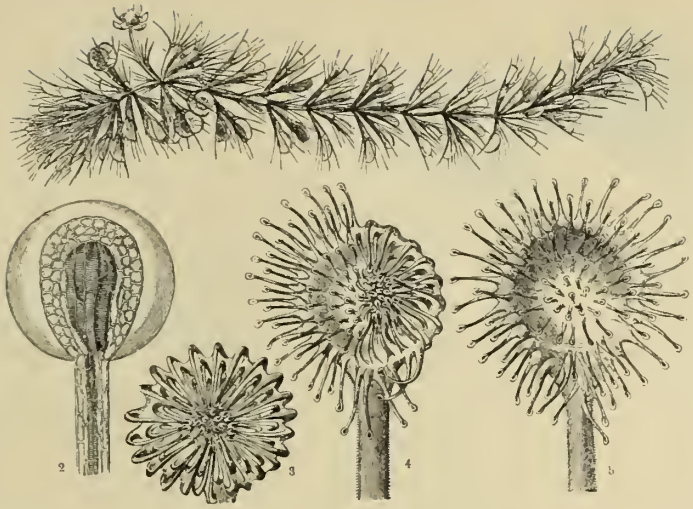
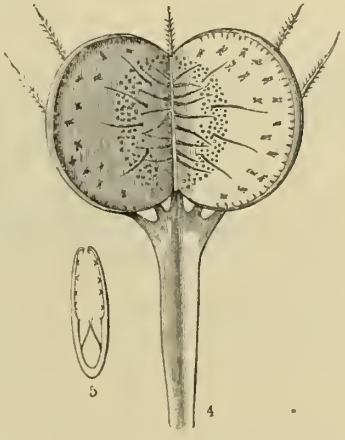


Fig. 335. Insektenfressende Pflanzen. Oben (1) **Aldrovandia vesiculosa.** 2—5) **Drosera rotundifolia,** Blätter mit Tentakeln, 2) vergr. Tentakel. Unten (4, 5) vergr. Blatt von **Aldrovandia** (4) und dasselbe zusammengeklappt (5).

1. Die insektenfressenden Pflanzen.



Seit der Zeit, wo Ch. Darwin sein Werk über die insektenfressenden Pflanzen veröffentlicht hat (1875), ist diesen merkwürdigen Pflanzen von den Botanikern der verschiedensten Richtungen allseitige Aufmerksamkeit gewidmet worden. Im ganzen aber wurden die betreffenden Organe stets nur von der physiologischen Seite untersucht und zur morphologischen Lösung ist durchweg nur die ontogenetische (entwicklungsgeschichtliche) Methode in Anwendung gelangt. Obzwar die bewunderungswert eingerichteten, insektenfressenden Organe sich durch eigenartige Formen auszeichnen, so ist dennoch ihre morphologische Grundlage eine einfache und es nimmt Wunder, dass bisher niemand daran gedacht hat, mit Hilfe der vergleichenden Methode ihre Wesenheit auszulegen.

Es ist ein Verdienst Goebels, dass er die Organisation dieser Pflanzen erklärt hat und zwar hauptsächlich auf Grund eigener Beobachtungen. Auch der literaturhistorischen Seite dieses Gegenstandes hat er seine Aufmerksamkeit zugewendet. Wir verweisen daher, was die Details anbelangt, auf die erwähnte Arbeit Goebels.

Fig. 336. **Drosera longifolia** Hag. Eingerolltes Blatt mit einer Fliege. Vergr. (Original.)

Es ist interessant, dass die Funktion der insektenfressenden Organe der Pflanzen, mit denen wir uns jetzt befassen wollen, bereits den Botanikern der Linnéischen Zeit und desgleichen vielen schon vor Darwin bekannt waren.

Es gehören hieher nachstehende Familien: Die *Droseraceen* mit den Gattungen *Drosera*, *Roridula*, *Byblis*, *Drosophyllum*, *Dionaea* und *Aldrovandia*, die *Sarraceniaceen* mit den Gattungen *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, die *Nepenthaceen* mit der Gattung *Nepenthes*, die *Saxifragaceen* mit der Gattung *Cephalotus* und die *Utriculariaceen* mit den Gattungen *Utricularia*, *Pinguicula*, *Genlisea*, *Polypompholyx* und *Biovularia*.

Die Blätter der sämtlichen, hier angeführten Gattungen sind nach gleichem Prinzipe zum Auffangen von Insekten eingerichtet. Mit Hilfe einer, durch besondere Drüsen ausgeschiedenen Substanz zersetzen diese Blätter die gefangenen Insekten, aus deren Körper sie dann die stickstoffhaltigen Bestandteile in ihr Gewebe aufnehmen. Die Zersetzungssubstanz an den Drüsen hat Ähnlichkeit mit dem Peptonstoff im Magen der Tiere. Die Pflanze fängt und frisst also tatsächlich Insekten, wobei sie aber zugleich selbständig assimiliert. Ja, es wurde nachgewiesen, dass sie auch ohne Insekten gut existieren kann, obzwar die mit Insekten genährten Individuen immer stattlicher und fruchtbarer werden. Zur Anlockung, Einfangung und Festhaltung der Insekten sind an den Blättern, je nach den Gattungen, verschiedenartige Vorrichtungen ausgebildet.

Die Gattung *Drosera* zählt mehrere Arten, von denen einige (D. rotundifolia, D. longifolia) auch in Europa einheimisch sind. Sie wachsen auf torfigem, sumpfigem Boden und perennieren vermittelst Knospen, welche in die vertrockneten Blätter eingehüllt sind. Sie können sich auch durch Adventivknospen aus den Blättern vermehren (Goebel, Heinricher). Aus der überwinterten Knospe kommt eine grundständige Rosette rötlicher, langgestielter, mit einer rundlichen Spreite abgeschlossener Blätter (Drosera rotundifolia) auf. Aus der Rosette treibt dann ein aufrechter, blattloser Schaft mit kleinen, in einer Wickel gestellter Blüten. Andere Arten besitzen eine bandförmig verlängerte Spreite, bei noch anderen ist der Stengel bedeutend verlängert und mit abwechselnden Blättern der ganzen Länge nach besetzt. *D. macrantha* Endl. und *D. Huegelii* Endl. (Austral.) zeigen einen dünnen, langen Blattstiel, welcher eine schildförmige, glockenartig ausgehöhlte, von aussen glatte und inwendig drüsige Spreite trägt.

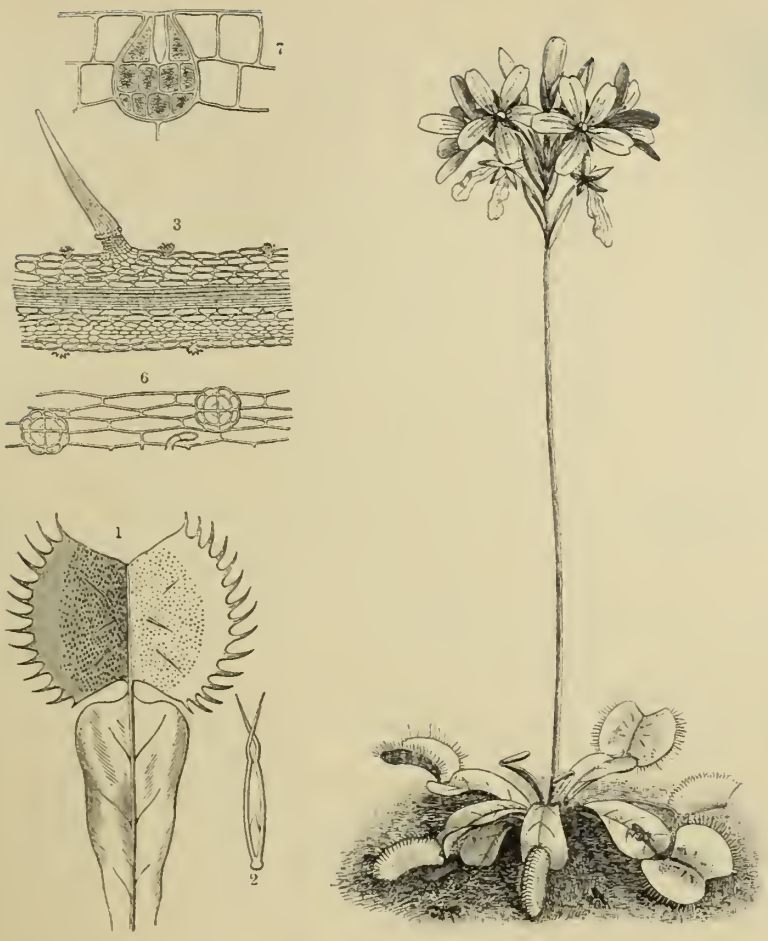


Fig. 337. **Dionaea muscipula,** rechts Habitusbild, verkl. 1) Ausgebreitetes Blatt 2) zusammengeklappte Spreite im Durchschnitt, 3) eine der reizbaren Borsten an der Blattfläche, 6) Drüsen auf der Blattfläche der **Aldrovandia,** 7) Drüse von der Wand des Sarracenia-Schlauches.

Bei *D. rotundifolia* (sowie bei der Mehrzahl der Arten) kommen aus der ganzen Fläche der Spreitenoberseite lange, steife, mit einer kugeligen Drüse endigende Haare (Tentakel) hervor (Fig. 335). Diese Drüse sondert in Menge einen klebrigen Stoff ab, welcher die Drüse als durchsichtiger Tropfen einhüllt. Im Haare verläuft in der Mitte ein Tracheidenstrang, welcher offenbar der Zuleitung von Säften dienlich ist. Sobald ein Insekt sich auf das Blatt niederlässt, so klebt es sich an die drüsigen Haare an; durch die Bewegung beim Kampfe des Insektes, sich loszumachen, wird eine Reizung in den Spreitengeweben bewirkt, die Randtentakel biegen sich um, umfassen den Körper des Insektes, drücken es mit der Drüse an und saugen es langsam aus. Nach der Aussaugung breiten und strecken sich die Tentakel neuerlich aus. Bei *D. longifolia* rollt sich auch die ganze

Fig. 338. Blatt von **Drosera petiolaris** R. Br. nach Diels.

Spreite ein, so dass das Insekt in eine noch festere Umarmung des fleischfressenden Blattes gerät (Fig. 336). *Drosophyllum lusitanicum* ist ein etwa $1^1/_2$ *m* hoher in Portugal, Spanien und Marokko an einigen wenigen Standorten vorkommender Halbstrauch. Seine Blüten sind gross, ansehnlich, die Blätter lineal-länglich, von einer Menge anliegender und gestielter Drüsen auf der ganzen Oberfläche besetzt. Die Insekten kleben sich in grosser Anzahl an diese Drüsen an und sterben bei dem vergeblichen Bemühen, vom Blatte loszukommen.*) Am Blatte selbst bemerkt man keine Bewegungen. Morphologisch gibt es hier nichts zu erläutern. Die Blätter beider Arten sind normale Blätter und die Tentakel sind Trichome (Haare).

Dionaea muscipula Ell. ist ebenfalls eine ausdauernde Pflanze vom Habitus der Drosera rotundifolia. Sie lebt auf nassen Stellen Karolinas, am häufigsten in der Umgebung der Stadt Wilmington.**) Sie blüht im Frühjahr. Die in der grundständigen Rosette gestellten Blätter (Fig. 337) sind flach, wagrecht, am Ende mit einer abgeteilten, fast vierkantigen Spreite, welche am Rande eine Reihe steifer Borsten trägt. Inmitten dieser Spreite befindet sich eine Naht, in welcher sich die Spreite in zwei Teile sondert und beide Hälften im Winkel sich zusammenschliessen. In der Mitte einer jeden Hälfte (1, 2) sind drei steife Borsten und ringsum eine Menge von anliegender, kleiner, einen klebrigen Stoff absondernder Drüsen bemerkbar. Wenn ein Insekt sich auf die Spreite setzt, so berührt es eine der 3 Borsten, wodurch eine Reizung in dem Blattgewebe entsteht, beide Spreitenhälften klappen sich zusammen und schliessen dann das Insekt ein, welches ausgesaugt wird. In morphologischer Beziehung gibt es hier wiederum nichts besonderes. Das ganze Blatt ist flach und normal und die zweiteilige Endspreite stellt einen abgesonderten Teil desselben dar. Einen hübschen Beleg dafür sehen wir an den Blättern der *Drosera petiolaris* (Fig. 338), wo tatsächlich die Blätter aus einer oberen rundlichen, drüsigen, abgeteilten Spreite und unter dieser aus einem nicht drüsigen, länglich lanzettlichen Stiele bestehen.

Von ähnlicher, morphologischer Einrichtung und Bedeutung sind die Blätter der *Aldrovandia vesiculosa* L. (Fig. 335), einer Wasserpflanze, welche in Europa und Asien sehr verbreitet ist. Die verlängerten, auf dem Wasser schwimmenden Stengel sind wurzellos und perennieren durch, am Wasserboden ruhende Winterknospen. Die Blätter sind in Wirtel gestellt, haben einen, mit langen Wimpern endigenden Blattstiel und eine ähnliche Spreite

*) Die Bewohner der Umgebung Oportos stellen in die Fenster Sträusse von Drosophyllum, um an denselben Fliegen zu fangen.

**) Siehe Curtis, Plants of Wilmington. Boston Journal of Natural History 1834.

wie die Dionaea, nur dass hier eine grössere Anzahl von reizbaren Borsten an der Spreite vorhanden ist.

Eine bedeutend abweichende Gestalt und Einrichtung und ebenso eine andere morphologische Zusammensetzung zeigen aber die Blätter der Gattung *Sarracenia* und der ihr in jeder Beziehung nahestehenden Gattungen *Darlingtonia* und *Heliamphora*. Es sind dies stattliche, perennierende Pflanzen mit grundständigen, bis einen Fuss langen, ziemlich lederartigen, in eine Rosette gestellten Blättern, zwischen welchen dann die einzige, langgestielte, grosse, ansehnliche Blüte von roter oder violetter Farbe herauswächst. Man kennt im ganzen 6 Arten, welche in Torfmooren und Sümpfen Amerikas von Florida bis nach Karolina zu Hause sind. *S. purpurea* geht nordwärts bis nach Neufoundland. Die verwandte *Darlingtonia californica* Torr. Gray wächst in den Gebirgssümpfen der Sierra Nevada in Kalifornien. Die Pflanzen der genannten Gattungen sind nebst Nepenthes heutzutage Modepflanzen in den europäischen Gärten und einige von ihnen bei uns auch Freilandpflanzen geworden. Um deren Erforschung haben sich namentlich amerikanische Botaniker Verdienste erworben (Mellichamp, Robinson, Canby, Lemmon, Mrs. Austin). Ihnen gesellten sich die Forscher Oudemans, Zipperer, Batalin, Schimper, Goebel u. a. hinzu.

Wir werden uns vorläufig mit der morphologischen Bedeutung der Blätter der Sarracenien nicht beschäftigen, sondern diesen Gegenstand erst bei der Gattung Nepenthes, deren Blätter im wesentlichen mit den Blätttern der Sarracenien identisch sind, behandeln.

Alle, den Keimblättern nachfolgende Blätter sind in der Rosette der Sarracenia in hohle, schlauchförmige Gebilde umgewandelt (Fig. 339). Die grünen, aufrecht stehenden Blätter von steifer Konsistenz sind, wie bei Iris zu einer flachen und senkrechten Spreite zusammengedrückt. Diese ist von hervortretenden, parallel verlaufenden Nerven durchzogen, welche sich hin und her verzweigen und wieder verbinden. Diese Spreite ist aber am Ende gerade abgestutzt und hier höhlenförmig-rundlich verbreitert. Diese Höhlung geht tief in die Spreite hinein, so dass dieselbe wie ein (nur die solide Basis ausgenommen) hohler Schlauch aussieht, von welchem an der Bauchseite noch ein Flügel ausläuft. Oberhalb der runden Öffnung steht im Winkel ein rundlicher Deckel ab. Die aufrechte Spreite verschmälert sich dicht an der Basis zu einem rinnenförmigen Blattstiel mit einer deutlichen, flachen, horizontalen Bauch- (Ober-) seite und einer Unterseite, welche sich bald im Winkel zu einer aufrechten Spreite — ganz so wie die Blattscheiden bei der Gattung Iris und deren Verwandten (S. 460) — zusammenschliesst. Diese schlauchartigen Gebilde pflegen auch lebhaft (zuweilen rot) gefärbt zu sein. Die Umgebung des Deckels und der Mündung sondert eine Menge süssen Saftes ab und stellt also ein extraflorales Nektarium dar. Unterhalb der Mündung befindet sich eine

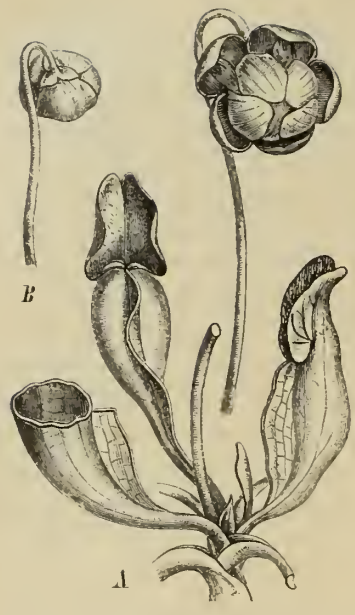


Fig. 339. **Sarracenia purpurea** L. Verkl. (Nach As. Gray, Engl. Fam.)

Fig. 340. **Darlingtonia californica** Torr. Verkl. (Nach Bot. Mag., Engl. Fam.)

glatte Fläche ohne Drüsen und Haare. Unter dieser Fläche ist aber die ganze Höhlung mit, nach unten gerichteten Haaren bewachsen und zwischen denselben mit Drüsen besäet, welche einen Peptonstoff ausscheiden. Die, durch die lebhafte Farbe der Blätter und noch mehr durch den Nektar angelockten Insekten besuchen zahlreich die Blätter, wobei sie leicht in den Schlauch hineinrutschen, wo ihnen zum Teil die Haare, zum Teil die Drüsen das Entweichen verhindern, wodurch sie bald zum Absterben gebracht und die zersetzten Stoffe des Insektenkörpers durch die Schlauchoberfläche in das Blattgewebe aufgesaugt werden. Man findet tatsächlich in allen Schläuchen eine Menge toter Insekten. Dass diese Schlauchblätter sinnreiche Fliegenfallen sind, hat schon im J. 1815 Macbride (Transact. of Lin. Soc.) beschrieben.

Ähnlich sind die Schlauchblätter der Gattung *Darlingtonia* ausgerüstet, nur hat bei diesen Pflanzen der Deckel zwei grosse, geöhrte Anhängsel (Fig. 340).

Die Gattung *Nepenthes* zählt zirka 40 Arten, welche in den Tropen Asiens, aui den Inseln Ceylon, Borneo, Sumatra, Java, dann auf den Philippinen, Molukken und in Madagaskar verbreitet sind. Es sind dies hohe

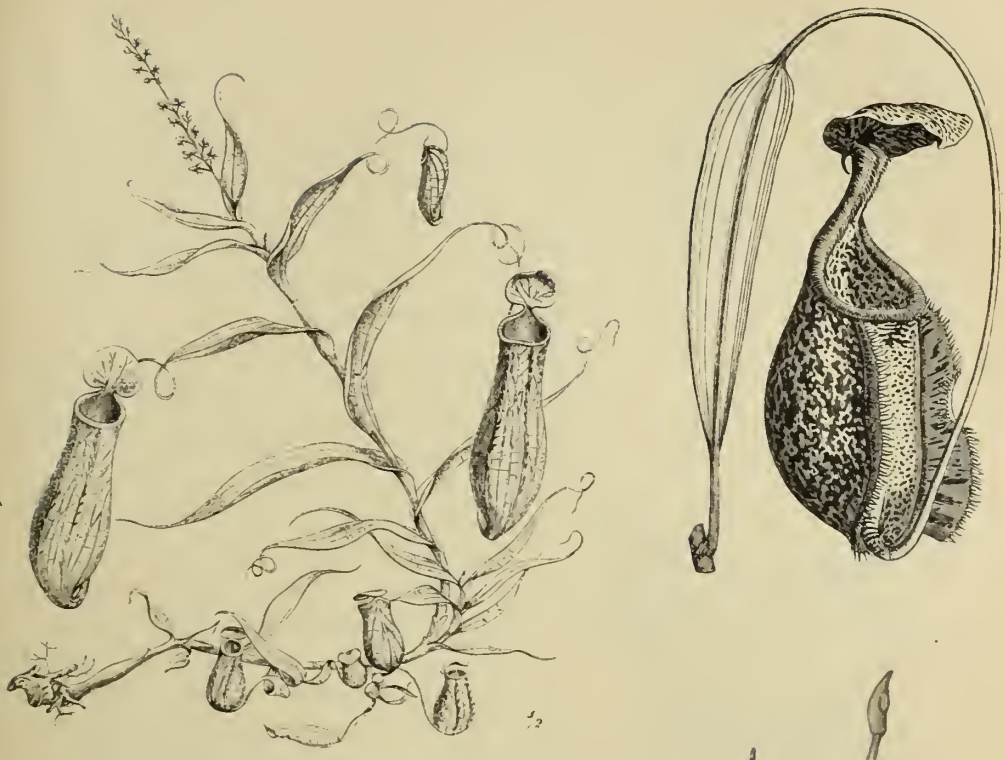


Fig. 341. **Nepenthes gracilis** Korthals (rechts), verkl (nach Engl. Fam.) **N. Mastersiana**, ein Blatt, verkl. (nach Maout). N. **maculata** Hort. (unten), Entwicklung der Kannen aus der Blattspitze. (Original.)

Sträucher oder Halbsträucher mit einem kriechenden, unterirdischen Rhizom; manche von ihnen leben in den Wäldern als Epiphyten. Ihr Stengel ist verlängert und vermittels von Rankenblättern an anderen Pflanzen kletternd. Alle Blätter sind gleichgebildet (Fig. 341). Der untere Blattteil ist scheidig, den Stengel rings umfassend und in eine längliche, flache, wagrechte Spreite übergehend, mit einer Ober- und Unterseite, wie dies bei den Blättern gewöhnlich der Fall zu sein pflegt. Am Ende verschmälert sich die Spreite zu einer Spitze dadurch, dass sich die Ränder zusammenziehen und einen runden, manchmal strickförmig verlängerten Teil bilden, an welchem ein kannenartiges, von Insekten eingerichtetes Gebilde hängt, Die Blattkanne ist abermals mit einem

Deckel versehen, dort aber, wo sich der Deckel an die Kanne anfügt, befindet sich eine Spitze als Abschluss des strickförmigen Blattteils.

Das strickförmige Blattende ist empfindlich (wie sonst die Ranken) und kletternd, wodurch die Pflanze an anderen Pflanzen und Gegenständen emporklimmen kann (vergl. z. B. *Melamphora* Reinw. nach Heinricher). Die Blätter der Gattung *Nepenthes* sind deshalb dadurch interessant, dass sie gleichzeitig drei Zwecken dienen: der untere, flache, grüne Teil assimiliert, der mittlere, strickförmige fungiert als mechanischer Kletterapparat und der letzte, kannenförmige, fängt und frisst Insekten.

Der Kannenteil ist verschieden gross, manchmal bis 20 *cm* lang, rund, divers- manchmal auch bunt-gefärbt (*N. Rafflesiana*), mit der Öffnung hinaufgestellt. An der Bauchseite laufen bei einigen Arten geflügelte Leisten hinab (Fig. 341). Die innere Einrichtung ist den Schlauchblättern der Sarracenien ganz ähnlich. Ausserdem sondert aber die innere Oberfläche der Kannen eine Menge von Wasser ab, welches die innere Höhlung verschiedentlich hoch anfüllt. Dieses Wasser pflegt auch in den noch jungen, mit dem Deckel noch verschlossenen Kannen vorhanden zu sein. Auch hier findet man eine Menge hineingefallener und getöteter Insekten.

Nicht nur über die morphologische Bedeutung der Sarracenienblätter, sondern auch über die Kannen und Blätter der Gattung *Nepenthes* wurden von verschiedenen Autoren die mannigfaltigsten, zum Teil geradezu abenteuerliche Ansichten ausgesprochen. So haben De Candolle und Korthals vermutet, dass nur der Deckel die Spreite vorstelle, die Kanne und der flache Teil dagegen ein umgewandelter Blattstiel sei. E. Faivre betrachtet die Kanne als ein Organ sui generis, welches aus der umgewandelten Rippe des unteren Blatteiles entstanden sei. Bower will in dem Deckel zwei zusammengewachsene Fiederblättchen des gefiederten Blattes erblicken und andere Autoren nehmen als Grundlage ein aus 3—5 Paaren von Fiederblättchen zusammengesetztes Blatt an. Hooker gibt zwar zu, dass das ganze Blatt von Nepenthes ein einziges Blatt sei, behauptet aber, dass das Ende angeblich eine vergrösserte und umgewandelte Drüse am Ende dieses Blattes darstelle. Über die Blätter der *Sarracenien* sagt St. Hilaire (Morph. végét. 142) und M. Duchartre, dass der schlauchförmige Teil den Blattstiel und der Deckel die Spreite des Blattes vorstelle. Baillon aber urteilt richtig, dass der Schlauchteil die Blattspreite selbst und der Deckel nur ein Randlappen derselben sei. Goebel, welcher wie gewöhnlich von der Entwicklung in der Jugend ausgeht, gelangt zu dem Resultat, dass sowohl bei Sarracenia als auch bei Nepenthes das ganze Blatt samt der Kante und dem Deckel ein einziges, umgewandeltes Blatt sei, welcher Ansicht auch Wunschmann (der Autor der beiden Familien in Englers Famil.) beipflichtet. Zufälligerweise widerstreitet die Erklärung Goebels diesmal im Wesentlichen unserer mor-

phologischen Anschauung nicht, obzwar Goebel die Bedeutung des Blattes, namentlich bei Sarracenia nicht einmal annähernd erfasst hat.

Mit Recht muss man sich wundern, dass niemand auf den Gedanken verfallen ist, die Blätter der beiden genannten Gattungen nicht nur untereinander bei verschiedenen Arten, sondern auch, und zwar namentlich, mit den Blättern der Gattungen *Heliamphora* und *Dionaea*, dann mit den monofacialen Blättern verschiedener anderer Familien zu vergleichen. Es musste doch jedermann die Erscheinung auffallen, warum die Blätter der Sarracenia eine vertikale und monofaciale Spreite besitzen. Auch das konnte gut zum Leitfaden dienen, dass die Familie der *Droseraceen* und die in derselben inbegriffenen Gattungen *Aldrovandia* und *Dionaea* so sehr nahe verwandt sind, ferner, dass wir die Blätter der Gattung *Dionaea* leicht in ein Sarracenienblatt umwandeln könnnen, wenn wir uns die untere, keilförmige Spreite im Mittelnerv zusammengelegt, an den Rändern zusammengewachsen und dem Nerv nach unverwachsen denken (wodurch der schlauchförmige Teil des Sarracenia-Blattes entsteht), wenn wir uns endlich aus dessen Falle den Deckel der Sarracenia machen.

Fig. 342. **Heliamphora nutans** Bth. (Nach Wunschmann, Engl. Fam.)

Bei näherer Betrachtung des Sarracenia-Blattes finden wir, dass die Basis desselben faktisch schlauchartig ausgebaucht ist und dass die Ränder des Blattstieles ganz ähnlich verwachsen, wie bei *Iris germanica*. Die kleinen und verkümmerten Blätter, welche den schlauchförmigen nachfolgen und unterhalb der Blüte zum Vorschein gelangen, sind überhaupt flach und nur an der Spitze scheidenförmig zusammengerollt. Besonders belehrend ist die *Heliamphora* (Fig. 342), welche tatsächlich das vorstellt, was wir hier über die Zusammensetzung der ursprünglich flachen Spreite gesagt haben, denn sie hat ein in der Mitte zusammengelegtes und nur schwach mit den Rändern (als schmaler Saum) bis zur Basis zusammengewachsenes, übrigens hohles Blatt. Und ausserdem sitzt am Ende der Deckel nur als rudimentäres Anhängsel auf. Wenn wir das Blatt der Heliamphora am Bauchkiel herunter aufschneiden und ausbreiten, so erhalten wir das ursprüngliche Blatt, aus welchem alle Blätter der Sarracenien entstanden sind. Die Blätter der Sarracenien können wir ganz gut mit den Blättern von *Phormium* und *Dianella* (S. 463) vergleichen.

Bei der Gattung *Nepenthes* verhält sich die Sache ähnlich. Hier erscheint sogar die untere Blattpartie tatsächlich normal flach und dort, wo sie in den strickförmigen Teil übergeht, ist deutlich zu sehen, wie sich die Ränder kappenförmig zusammenziehen und zu einer kappenförmigen Spitze zusammenwachsen — also ähnlich, wie wir es an den kappenförmigen Blättern von *Asphodelus* und anderen Monokotylen, dann bei der dikotylen *Scorzonera* (S. 467) kennen gelernt haben. Solange die Kanne jung ist, ist deutlich zu sehen, dass sie sich als Höhlung in dem verschmälerten Strick bildet (wie Goebel es richtig beschreibt). Man kann ferner bemerken, dass der Deckel bloss einen Teil der Wände dieser Höhlung darstellt und sich erst später von dem übrigen Kannenteil als eigenes Organ absondert. Weil die Wände der Kanne der Blattspreite gleich sind, so ist der Deckel ein Bestandteil dieser Spreite — was vollkommen dem Blatte der Gattung *Dionaea* entspricht. Im erwachsenen Zustande zeigt sich das Strickende als kurze Spitze zwischen dem Deckel und der Kannenmündung (Fig. 341 *a*). Diese Spitze pflegt bei der Gattung *Sarracenia* nicht entwickelt zu sein.

Cephalotus follicularis Lab. ist eine Pflanze, welche früher in die Familie der *Rosaceen*, jetzt in die Familie der *Saxifragaceen* gestellt wurde*) und in den Torfmooren von Westaustralien (Kings Georges Sound) heimisch ist. Sie hat ganz den Habitus der Gattung Dionaea. *Cephalotus* besitzt ebenfalls eine grundständige Blattrosette und einen mittleren Blütenschaft, welcher aus der Rosette hervorkommt. Die Blätter sind von zweierlei Art: die einen zeigen einen Stiel und eine flache, normale Spreite, die anderen sind gleichfalls gestielt, aber mit einer Kanne abgeschlossen, welche den Kannen von *Nepenthes* ähnlich ist. Da mir kein lebendes Material zu Gebote steht, um an demselben selbst Beobachtungen anzustellen, so schliesse ich bloss aus den Bemerkungen der Autoren, dass die Einrichtung und das morphologische Verhältnis der Kanne zu den flachen Blättern dasselbe ist, wie bei der Gattung *Nepenthes*, so dass es hier keiner weiteren Erwägungen bedarf. Übrigens hat Dickson tatsächlich Übergänge zwischen beiden Blattformen an einer und derselben Pflanze gefunden, wodurch unsere Erläuterungen abermals bestätigt werden. Die Kannen des *Cephalotus* sind aussergewöhnlich prachtvoll gefärbt, so dass sie an die Kronen gefärbter Blüten erinnern.

Aus allem, was wir bisher gesagt haben, geht hervor, dass die insektenfressenden Fallen der Sarracenien und des Nepenthes morphologisch sehr einfach konstruiert sind und für die vergleichende Morphologie nichts besonders bieten. Nur über eines muss man staunen: dass sich die Pflanze aus einem einfachen Blatte einen so zusammengesetzten und sinnreich eingerichteten Apparat gebildet hat. Wir gewahren auch nicht, dass

*) Ich möchte eher glauben, dass *Cephalotus* einen isolierten Typus aus der Verwandtschaft der Familie der Saxifragaceen und Crassulaceen vorstellt. Engler in seinen »Familien« ist ebenfalls dieser Meinung.

irgendwo in der Verwandtschaft Übergangsarten vorkommen würden, aus welchen wir schliessen könnten, dass sich durch allmähliche, phylogenetische Entwicklung Kannenorgane als notwendige Adaptierungen aus gewöhnlichen Blättern bilden. Es scheint, dass im Gegenteil hier eine bestimmte Gattung in seiner Rasse diese Organe plötzlich hervorgebracht hat. Cephalotus z. B. und einige Sarracenien mit verkümmerten Kannen bestätigen dies. Drosera besitzt auch normale Blätter, aber die nahe verwandte *Dionaea* weist schon Fangorgane auf. Ähnlich verhalten sich einige exotische Utricularien, welche gleichzeitig normale, flache Blattspreiten und gespaltene Blätter mit Fangschläuchen besitzen. Dies ist eine neuerliche Bestätigung unserer, schon wiederholt ausgesprochenen Theorie, dass die Pflanzenorgane sich auch ohne vorangegangene Entwicklung plötzlich umwandeln können. Auch dürfen wir nicht unbeachtet lassen, in welch' verschiedener Verwandtschaft die nämlichen, gleichartig eingerichteten Fangorgane zum Vorschein gelangen, was abermals die Richtigkeit unserer Ansicht über die latenten Fähigkeiten des Plasmas, welches unter gegebenen gleichen Verhältnissen wo immer und in jedweder Verwandtschaft bestimmte Gestaltungen zu realisieren vermag, bestätigt. Hiefür spricht auch der Umstand, dass alle fleischfressenden Pflanzen unter ähnlichen Lebensbedingungen ihr Dasein fristen.

Die Gattung *Utricularia* gehört, wie wir schon teilweise in dem Kapitel über die Keimung erfahren haben, zu den, in morphologischer und biologischer Beziehung interessantesten Pflanzen. Es ist deshalb kein Wunder, dass eine ganze Reihe von Autoren sich mit der Erforschung der Lebensweise dieser Pflanzen befasst hat (St. Hilaire, Benjamin, Oliver, Pringsheim, Darwin, Cohn, Schenk, Kerner, Kamienski, Goebel u. a.). Es sind dies durchweg zarte und deshalb auch durch ihre Vegetativorgane ihrer Umgebung besonders angepasste Wasser- oder Sumpfpflanzen. Die im Wasser untergetauchten oder im Schlamme an fadenförmigen Achsen sich bildenden Blätter sind durchweg in haarförmige Abschnitte gespalten, während die, aus der Achse in der Luft aufrecht wachsenden Blätter gestielt sind und eine flache, längliche, oder auch schildförmige Spreite (U. peltata Oliv.) entwickeln, so dass hier eine besonders markante Heterophyllie vorliegt. Die flachen Blätter sind grün und dienen der Assimilation, die gespaltenen haben die Aufgabe, die Pflanze in dem Substrate zu befestigen, im Wasser zu schwimmen und kleine Tiere im Wasser zu fangen; in geringerem Masse sind sie der Assimilation dienstbar. Bei einigen Arten bildet sich noch eine dritte Kategorie von Blättern, nämlich Schwimmblätter (U. stellaris, inflata). Diese sitzen im Quirl an der Blütenachse und sind in Schläuche umgewandelt, welche grösstenteils mit Luft angefüllt sind, nur wenig zarte Zellen enthalten und die Pflanze gewissermassen in der Nähe der Wasseroberfläche halten. Die europäische U. intermedia besitzt zweierlei Achsen: die einen schwimmen wagrecht auf dem Wasserspiegel und tragen gespaltene, aber grüne Blätter ohne Blasen-

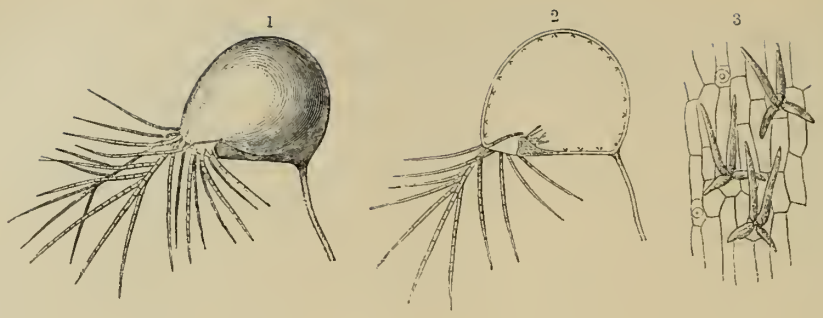


Fig. 343. **Utricularia neglecta**, 1) eine Blase, 2) dieselbe im Durchschnitt, 3) Saugzellen an der Innenwand der Blase. Vergr. (Nach Kerner, Pflanzenleben.)

schläuche, die anderen, ins Wasser hängenden, fadenförmig-verlängerten sind gleichfalls mit gespaltenen Blättern besetzt, welche jedoch Blasen entwickeln.

An den gespaltenen Blättern befinden sich also kleine, durchscheinende, nicht grüne, mit Wasser angefüllte Blasenschläuche und zwar in verschiedener Anzahl an den Fiedern des geteilten Blattes. Der Blasenschlauch (Fig. 343) ist gestielt, fast kugelig, äusserlich glatt, an einer Seite mit einer Öffnung versehen. Bei dieser Öffnung ragen einige lange, einfache oder verzweigte Wimpern ins Wasser, so dass der ganze Blasenschlauch die Gestalt irgend eines Wasserkerbtieres erlangt. In der Öffnung befindet sich eine, in die Höhlung des Blasenschlauches einwärts gestülpte Klappe nebst einigen Wimpern. Wasserinsekten oder kleine Kerbtiere können leicht in der Richtung der Klappe in den Blasenschlauch hinein — aber sehr schwer oder vielmehr unmöglich aus demselben herausgelangen. An den Wandungen der Blase sitzen im Innern vierarmige Drüsen (3), welche abermals einen, die Zersetzung der in der Blase getöteten Insekten bewirkenden Peptonstoff absondern. Rings um die Mündung des Blasenschlauches pflegen in verschiedener Anzahl auch gestielte Drüsen vorhanden zu sein, welche eine Menge Schleim, der sich in der Blase mit dem Wasser vermischt, erzeugen. Es scheint, dass eben dieser Schleim das baldige Absterben der, in den Blasenschlauch hineingeratenen Tierchen bewirkt, denn in alten Blasenschläuchen, wo die Drüsen fast schon untätig sind, laufen die gefangenen Insekten lange herum, ehe sie zugrunde gehen, während in jungen Blasenschläuchen, wo die Drüsen noch lebhaft und in Tätigkeit sind, die gefangenen Insekten bald dem Tode anheimfallen.

Ein Rätsel ist es, warum eigentlich die Tierchen in die Blasenschläuche hineinkriechen, da es doch nichts darin gibt, was sie von dort brauchen könnten. Manche vermuten, dass sie dort einen Schlupfwinkel vor gierigen Verfolgern suchen.

Die Entwicklung in der Jugend ist, nach Goebel, ähnlich wie bei Sarracenia. Es bildet sich zuerst eine kleine Höhlung an der Segment-

oberseite, welche sich immer mehr vertieft. Die Ränder stülpen sich einwärts und stellen dann die Klappe vor.

Die Schläuche der gemeinen *Utricularia vulgaris* (Fig. 4—7, Taf. V) sind nur als Umwandlung der Blattabschnitte anzusehen (bei exotischen Arten auch des ganzen Blattes), was schon ihre Stellung am Blatte bestätigt; so ist z. B. der Abschnitt *(n)* dem Schlauche *(m)* gleich. Diese Blätter sind an der Basis in fadenförmige Abschnitte geteilt *(b)* und stehen abwechselnd am untergetauchten Stengel *(o)*. In ihrer Achsel tritt hin und wieder ein Seitenzweig hervor. Ebenso steigt aus der Blattachsel der Blütenstengel empor *(s)*, welcher sich aber dadurch, dass er die senkrechte Lage zu erlangen sich bestrebt, ein wenig seitwärts aus der Achsel verschiebt. An der Stengelbasis sitzen 3—4 Blätter, welche aber an der Spitze weiter wachsen und hiedurch die Form steriler, wagrecht in allen Richtungen auseinanderlaufender Zweige annehmen (a', b', c'), wodurch ein zusammengesetzter Stock entsteht, in dessen Mitte der Blütenstengel emporragt, indem er durch das ganze System schwimmender Äste an der Wasseroberfläche gehalten wird. Eine eigenartige Form zeigen die zwei Blätter *(d)*, welche stets über den sterilen Ästen (a', b', c') gestellt sind und niemals in Äste sich verlängern. Sie tragen keine Schläuche und sind dichter verzweigt, mit kurzen Abschnitten, welche am Ende kugelig verdickt erscheinen *(d, 4)*. Ich glaube, dass sie für den Blütenstengel eine statische Funktion versehen, da sie denselben in senkrechter Lage halten, auf dieselbe Weise, wie die sterilen, langen Zweige. Diese Meinung hat auch Goebel und andere Autoren ausgesprochen. Sie kommen auch bei anderen Arten vor und Buchenau war der erste, welcher auf sie aufmerksam gemacht hat.*) Goebel und Glück wollen diese Blätter für Sprosse halten, was wohl unrichtig ist, weil sie mit Sprossen nichts gemeinschaftliches haben und sogar durch beschränktes Wachstum ausgezeichnet sind. Die einzige Abbildung Glücks (Taf. I, 4) beweist am deutlichsten, dass die »Rhizoiden« nur eine Modifikation der schlauchtragenden Blätter und diese eine Modifikation der flachen und ganzen Blätter sind. Nach unserer Meinung wäre es am passendsten, diese Blätter »statische Blätter« zu nennen, da sie weder mit den Rhizoiden der Kryptogamen, noch weniger aber mit den Rhizoiden der Rafflesiaceen und Hydnoraceen etwas zu tun haben.

Die Gattung *Genlisea* (beiläufig 10 Arten in Brasilien und Afrika — siehe Warming) bildet einen Übergang zwischen den Gattungen Utricularia und Pinguicula, denn die Blätter in der Rosette sind zum Teil flach, normal, zum Teil in eigentümliche, lange und zusammengesetzte Schläuche verwandelt. Die Gattung *Pinguicula* schliesslich hat ihre Blätter nicht in eigenartige Organe umgewandelt, denn sie haben die Gestalt flacher, grüner, assimilierender, in Rosetten gestellter Blätter. Nur die Oberfläche

*) Goebel hat sie mit dem unzutreffenden Namen »Rhizoide« bezeichnet

derselben ist von einer Menge klebriger Drüsen besetzt, an denen die sich darauf niederlassenden Insekten haften bleiben, getötet und zuletzt ausgesaugt werden. Die Gattung Genlisea enthält auch stattliche Arten, so ist z. B. *G. ornata* Mart. bis 40 *cm* hoch und ganz klebrig von den sie bedeckenden Drüsen. Die Pinguiculen sind kleinere Pflanzen der gemässigten Zonen und hauptsächlich in Torfmooren und auf Gebirgen heimisch. Aus der grundständigen Blattrosette wachsen einzelne, langgestielte Blüten empor.

2. Die Blätter als ernährende Speicherorgane.

Die nicht grünen Blätter können die Gestalt fleischiger Schuppen annehmen, welche eine Menge von, während der Vegetationsperiode hauptsächlich durch die assimilierende Tätigkeit der grünen Blätter angesammeltem Nährstoff enthalten. Solche fleischige Schuppen sitzen zuweilen an der verkürzten Achse in verschiedener Anzahl und bilden am häufigsten die sogenannten Zwiebeln. Die Zwiebel ist ein ausruhendes Organ, denn da sie in ihren Schuppen Vorratsstoffe enthält, so kann sie z. B. über den Sommer und Winter auch aus dem Boden herausgenommen werden und diese ganze Zeit hindurch untätig ausruhen. Im Frühjahr in die Erde eingesetzt, fängt sie, wie der Same, grüne Blätter und Blütenachsen zu treiben an, welche ausschliesslich aus den, in der Zwiebel angesammelten Säften leben. Durch die Tätigkeit der grünen Blätter speichern sich neuerdings Nährstoffe in der neuen Zwiebel auf, welche sich als Knospe in der Achsel einer (häufig der letzten, den Blütenschaft einhüllenden) Schuppe der vorjährigen Zwiebel bildet. Auf diese Weise wechseln die Lebensphasen der betreffenden Pflanze periodisch ab.

Die Zusammensetzung der unterirdischen Zwiebeln verschiedener Pflanzen ist im wesentlichen einfach; es entstehen aber häufig in Betreff der Orientierung der Schuppen und Knospen, der Verwachsung derselben, untereinander oder mit der Achse, sowie des ungleichen Wachstums der Achsen, dann der Entwicklung der ersten und zweiten Achse nicht selten verschiedene Komplikationen, welche auf den ersten Blick nicht immer gleich verständlich sind. Wir wollen in den nachfolgenden Zeilen nur einige, dahin bezügliche Beispiele anführen, wobei wir jedoch nicht unbemerkt lassen können, dass der zu behandelnde Stoff noch viel reichhaltiger ist.

Die einfachste Zwiebelform zeigt *Allium paradoxum* (Fig. 344), denn hier entwickelt sich bloss eine einzige, fleischige Schuppe als Reserveorgan. Diese fleischige Schuppe (*a*) nährt die heurige Pflanze, welche aus einer häutigen Schuppe (*b*) und einem einzigen, grünen, gekielten Blatte (*c*) besteht. Dieses Blatt ist, wie bei *Allium ursinum*, auf der Unterseite glänzend grün und auf der Oberseite blassgrün. In der Achsel des Laubblattes (*c*)

Fig. 344. Beispiele von Zwiebeln bei den Liliaceen. A) **Allium vineale**; a) trockene Hüllschuppen als Überreste der Blattbasen vom Vorjahr, O) Schaft (Achse) vom Vorjahr, O') diesjährige Achse, O") Erneuerungsknospe, b) einzige Nährschuppe, c) häutige Schuppe, d) Blätter, A4) Schema, A5) ein Zwiebelchen aus der Blütendolde, A6) dieselbe keimend, A7) hiezu Schema. B) **Allium paradoxum**; a) Nährschuppe, b) häutige Schuppe, c) Blatt, B3) hiezu Schema. C) **Gagea lutea**; a) trockene Schuppe (Blattbasis vom Vorjahr), b) Nährschuppe, c) Blatt, O) Schaft. D) **G. arvensis**; a) trockene Schuppe (Blattbasis vom Vorjahr), l) zwei Blätter, o) Schaft, a) Hochblätter, k) Blüten, m, n) häutige Blattbasen, s) Nährschuppe der Achselzwiebel, f) Öffnung zur Knospe (p). E) **G. stenopetala**; a) trockene Schuppe (Blattbasis vom Vorjahr), b) ausgesaugte Nährschuppe vom Vorjahr, m, n) von Blattbasen umhüllte Achselzwiebeln, l) freies Blatt, l, z) das zweite, dem Schaft angewachsene. F) **Tulipa silvestris**; F1) nicht blühende, einblättrige Pflanze, a) trockene Schuppe (Blattbasis vom Vorjahr), m) Achselzwiebel, r) stielartig verlängerte Blattbasis, in deren Ende die Endknospe sitzt (b, c), welche wieder eine Nährschuppe und ein Laubblatt anlegt; F2) Zwiebel der Blütenpflanze, o) Schaft. (Original.)

und der Blütenachse (*o*) entwickelt sich eine Erneuerungsknospe (*o'*), welche neuerdings eine Nährschuppe (oder Zwiebel) für das nächste Jahr bildet.

Eine einzige fleischige Schuppe bringt auch die Zwiebel von *Allium vineale* (Fig. 344) hervor. Die Pflanze besteht hier aus einigen faserigen, trockenen Schuppen an der Oberfläche (*a*), zwischen welchen der abgestorbene, vorjährige Stengel (*o*) steht. Die einzige Nährschuppe (*b*) umhüllt die häutige Schuppe (*c*), aus der der blühende, etwa 4 Blätter (*d*, *e*, *g*, *h*) tragende Stengel (*o'*) herauswächst. In der Achsel des letzten Blattes wird die Erneuerungsknospe für das nächste Jahr angelegt (*o"*). Es sind also

Fig. 345. **Allium ursinum** L. 1) Ganze Pflanze, 2) hiezu das Schema, 3) Durchschnitt durch die Basis, 4) Schaft nebst dem Blatte (d) nach der Entfernung übriger Teile; a) Nährschuppe a. d. Blattbasis d. Vorjahres entstanden, b) häutiges Niederblatt, c) Laubblatt — alles zur Achse (e) angehörend, d) zweites Laubblatt, zur Erneuerungsachse (f) angehörend. (Original.)

die faserigen Schuppen *(a)* vertrocknete Blattbasen. Das beigefügte Schema veranschaulicht die Orientierung sämtlicher Teile.

Allium ursinum besitzt ebenfalls eine einzige Nährschuppe (Fig. 345, *a)*, aus welcher eine häutige Schuppe und zwei Laubblätter (*c*, *d*) hervorkommen, von denen das erste zur Blütenachse (*e*), das zweite aber zur Axillarachse gehört. Infolgedessen ist dieses Blatt mit dem Rücken der letztgenannten Achse zugekehrt (4). Die Basis dieses zweiten Blattes verdickt sich und, wenn die Spreite abgefallen ist, verwandelt sie sich in eine fleischige Schuppe an der Zwiebel für das nächste Jahr. Obzwar also das Blatt *(d)* ein Blatt der Axillarachse ist, so orientiert es sich dennoch zur Blütenachse *(e)*, als ob es zu derselben angehören würde und hat es auch die grüne Fläche an der dieser Achse zugewandten Unterseite und die blasse Fläche an der Oberseite. Deshalb dreht sich das Blatt am Blattstiele nicht. Das zweite Blatt (*c*) hat gleichfalls die beiden morphologischen Seiten physiologisch umgekehrt und deshalb muss sich hier der Blattstiel drehen, damit die grüne Fläche hinauf und die blasse heruntergelangen könne.

Eine einfache Zwiebel und Organisation der ganzen Pflanze zeigt auch *Galanthus nivalis* (Fig. 346). Die blühende Pflanze zeigt äusserlich eine grosse, fleischige Schuppe, welcher zwei andere und dann der vorjährige, vertrocknete Blütenschaft nachfolgen. Die heurige Achse ist eine Fortsetzung der vorjährigen und der Blütenschaft ist wieder ein axillärer (!) in der Achsel des zweiten Blattes. Die Zwiebel enthält 3 fleischige Schuppen, welche aus den entwickelten Basen der häutigen Schuppe und der beiden Blätter entstanden sind. Hier wächst also die Zwiebel als Achse fortwährend nach, während die Blütenachse zu ihr eine seitliche Stellung einnimmt. In der Achsel der ersten, fleischigen Schuppe und manchmal auch der beiden anderen entwickelt sich eine Knospe, welche sich in eine Innovationszwiebel verwandelt, was zur Folge hat, dass im Verlaufe einiger Jahre aus einer einzigen Zwiebel eine ganze Gruppe blühender Pflanzen entsteht.

Fig. 346. **Galanthus nivalis** L. mit unterirdischer Zwiebel, natürl. Grösse. (Original.)

Die Zwiebel von *Fritillaria Meleagris* ist aus bloss zwei, sehr dicken Schuppen, wovon die eine grösser und die andere kleiner ist, zusammengesetzt. Inmitten beider befindet sich der vertrocknete, vorjährige Blütenstengel. An den Seiten dieses Stengels zwischen den dicken Schuppen treten zwei Blütenstengel hervor. Diese beginnen mit einigen häutigen Schuppen und hören mit zwei grösseren Schuppen auf; in der Achsel der letzten bilden sich für das nächste Jahr zwei neue Innovationsknospen. Diese beiden Knospen sind zur Achse adossiert, an welcher sich die Schuppe befindet; ich folgere daraus, dass sie kollateral sind. Aus den Basen beider Schuppen bilden sich abermals zwei Speicherschuppen für das nächste Frühjahr. Demzufolge entstehen aus jedem Individuum (oder aus jeder Zwiebel) stets zwei neue Zwiebeln für das nächste Jahr.

Fritillaria imperialis hat eine ähnliche Einrichtung, nur dass hier drei fleischige, hoch hinauf untereinander zusammenwachsende und am Ende bloss 3 Zähne bildende Schuppen vorhanden sind.

Die unterirdischen Zwiebeln von *Ornithogalum umbellatum* enthalten einige, untereinander mit ihren Rändern derart verwachsene, fleischige Schuppen, dass oben eine Öffnung entsteht, welche zwischen zwei, hintereinander stehenden Schuppen bis zur Zwiebelbasis hinabgeht. Nach den Schuppen folgen einige grüne Blätter, von denen das letzte in der Achsel

die Innovationsknospe für das nächste Jahr enthält. Die fleischigen Schuppen entstehen hier also aus den Blattbasen.

Ein weiteres Beispiel wurde bereits auf S. 462 bei *Iris Vartani* beschrieben.

Die Zwiebeln verschiedener Arten der Gattung *Lilium* setzen sich aus einer grösseren Anzahl selbständiger Schuppen zusammen. Auch die gemeine Zwiebel, *Allium Cepa*, enthält eine grosse Anzahl fleischiger Schuppen, wo in der Achsel einiger derselben sich eine Innovationsknospe befindet, während der Knoblauch (*Allium sativum*) nur eine Menge häutiger Schuppen entwickelt, aus deren Achseln die eigentlichen Zwiebeln entstehen, welche eine adossierte, häutige Schuppe von aussen und eine fleischige, ihr nachfolgende, von innen bilden. Die Zwiebelchen sind in der Achsel einer Schuppe zu 3—5 reihenweise vorhanden — also kollateral.

Einigermassen modifizierte Zwiebeln besitzt die Gattung *Gagea*. Am einfachsten von ihnen eingerichtet sind jene von *G. lutea* Schlt. (Fig. 344, C). Dieselbe zeigt neben dem Blütenschaft ein einziges, grundständiges Blatt, welches von einer äusserlichen, ausgesaugten Schuppe vom Vorjahr umgeben ist. In der Achsel des Laubblattes bildet sich die Innovationsknospe, welche eine einzige fleischige Schuppe und im Innern die Anlage zu einem Blatte und Schafte für das nächste Jahr enthält. Das ist eine neue Frühjahrszwiebel. Infolgedessen stehen die ausgesaugten Zwiebelchen reihenweise nebeneinander. *G. arvensis* Schlt. (Fig. 344, D) und *G. bohemica* Schlt. haben an der Basis an den Seiten des Schaftes zwei Blätter, welche äusserlich von den trockenen Schalen der vorjährigen Zwiebel umgeben sind. Entfernen wir diese, so gewahren wir, dass die Basen der betreffenden Blätter eine rundliche Zwiebel umfassen, welche aus einer fleischigen, in ihrer Höhlung die Anlage zweier Blätter und eines Schaftes enthaltenden Schuppe gebildet ist. An dem unteren Teil der Zwiebel ist die umfassende Blattbasis angewachsen. Die Pflanze lässt also stets zwei Zwiebeln oder Pflanzen entstehen. Von der alten Zwiebel erübrigen also von aussen die zerrissenen, trockenen Schalen und hinter ihnen die ausgesaugte Nährschuppe. *G. stenopetala* Rchb. zeigt (Fig. 344, D) im wesentlichen dieselben Verhältnisse, nur dass eines der Basalblätter hoch an den Schaft anwächst, so dass zwischen dem Blatte und dem Schaft ein Kanal entsteht, welcher bis an das Stengelende reicht und bis in die Zwiebel hineingeht. Die, ursprünglich in den Achseln beider Blätter angelegten Zwiebeln verschieben sich infolge des bedeutenden Wachstums der Achse aus der Hülle der vorjährigen Zwiebel herunter. Übrigens war auch bei den vorhergenannten die eigentliche Knospe in der Axillarzwiebel schon bedeutend von der Blütenachse verschoben. Eine ähnliche Verschiebung — infolge des ungleichen Wachstum der Achse — erfolgt in noch höherem Masse bei der Gattung *Tulipa*, wie wir gleich sehen werden. Es verhält sich dies so, als ob aus der Battachsel ein, mit einer Scheitelknospe abgeschlossener Seitenzweig herauswachsen würde, an welchen

jedoch ringsum die Basis des Stützblattes anwächst. Dass in einem solchen Falle die Knospe der Zwiebel einen Zusammenhang mit der Mutterachse hat, geht daraus hervor, dass unterhalb der Knospe ein Gefässbündel endet, welches sich von der Mutterachse abgezweigt hat.

Eine sehr interessante Zwiebel finden wir bei der gemeinen *Tulipa silvestris* (Fig. 344, F). Ihre Form und Zusammensetzung wiederholt sich auch bei anderen Arten dieser Gattung. Wenn die Pflanze nicht blüht, so wächst aus der unterirdischen Zwiebel ein einziges, flaches Blatt, welches einen langen, runden Stiel besitzt, durch welchen ein enger Kanal (*e*) läuft. Die Basis dieses Blattes (*r*) verlängert sich aber zu einem überaus langen, dünnen Ausläufer, in den der Kanal des Blattstieles hineinläuft. Am Ende dieses eigentümlichen Ausläufers sitzt im Kanal (*e*) eine Knospe mit einer fleischigen Schuppe (*b*). Diese Knospe enthält eine Nährschuppe und Anlage zu einem Blatt für das nächste Jahr — sie ist ja eigentlich die Gipfelknospe der Pflanze. Unterhalb des Kanals verläuft in diesem unterirdischen Ausläufer ein Gefässbündel (*sv*), was ein Beweis ist, dass der Ausläufer eine Verlängerung der Achse bildet, welcher das Blatt angehört, das durch seine Basis die Oberseite des Kanals bildet und dessen scheidige Basis die Knospe (*b*) umfasst. Die biologische Ursache der so grossen Verlängerung der Achse ist meiner Meinung nach das Bestreben der Pflanze, die beiden, an ihr sich bildenden Zwiebeln zu dislozieren, denn in der Achsel der fleischigen Schuppe (die hinter der trockenen Schuppe (*a*) in Fig. F steht) bildet sich noch eine Zwiebel (*m*), welche eine äussere, derbe und unterhalb derselben noch eine fleischige Schuppe hat, welche an der Basis die Innovationsknospe (*c*) einschliesst.

Die blühende *Tulipa* (F_2) bildet in der Achsel der letzten Nährschuppe eine neue Zwiebel, welche von aussen von einer lederartigen, braunen, im Innern behaarten Schuppe umhüllt ist; dieser Schuppe folgen andere, fleischige nach und den Abschluss bildet die beblätterte Blütenachse. Infolgedessen bildet sich die Reservezwiebel durchweg an der Seite des Blütenstengels.

Ziemlich komplizierte Verhältnisse zeigt in seinen unterirdischen Zwiebeln *Erythronium Dens canis*. Der blühende, zweiblättrige Stengel (Fig. 347, *St*) kommt tief unter der Erdoberfläche aus einer länglichen, fleischigen, von aussen in die Schalen der ausgesaugten Schuppen und des vertrockneten Restes des vorjährigen Stengels eingehüllten Zwiebel heraus. An der Basis kann man auch in Reihen 2—3 knotenförmige Überbleibsel der Zwiebeln der vorangegangenen Jahre sehen. Der Blütenstengel (*St*) ist in Verbindung mit der lebenden heurigen Zwiebel, welche sich in der Achsel der letzten (jetzt mit den übrigen, vertrockneten, abfallenden) Schuppe des Vorjahres entwickelt hat, infolgedessen der Blütenstengel seitwärts zur lebenden Zwiebel gestellt und mit derselben hoch hinauf verwachsen erscheint. Diese heurige Axillarzwiebel enthält 4 fleischige Schuppen (a, b, c, d), von denen natürlicherweise die erste (*a*)

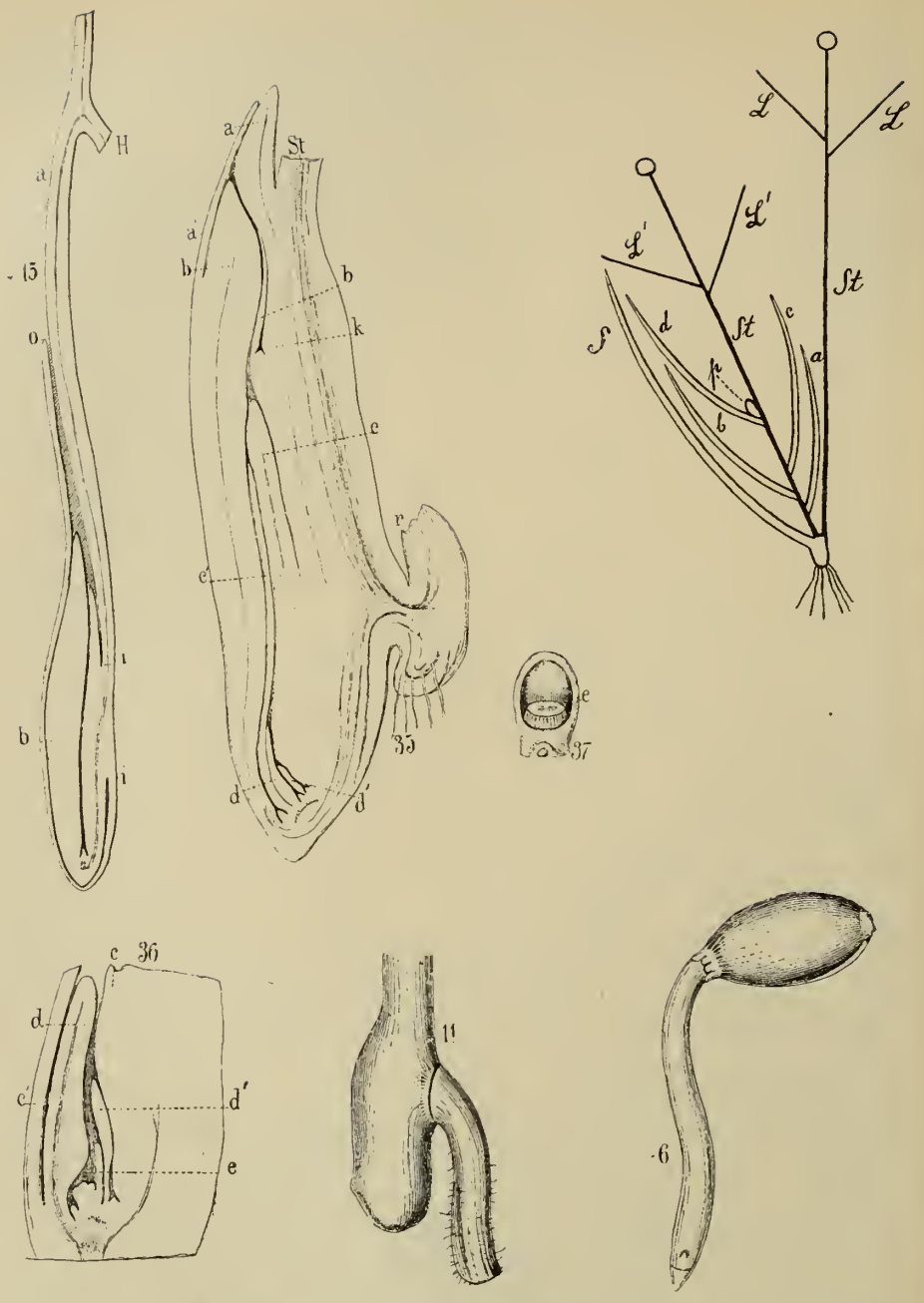


Fig. 347. **Erythronium Dens canis**. 35) Durchschnitt durch eine Zwiebel der Blütenpflanze, St) Blütenstengel, r) Überreste der vorjährigen Zwiebel, a—d) fleischige Schuppen der heur. Zwiebel, a'—d') die gegenständigen Seiten dergleichen Schuppen, k) Achselknospen, 36) Basale Knospe aus der Fig. 35. vergr. In der Achsel der Schuppe d—d') eine Erneuerungsknospe mit adoss. Schuppe für das nächste Jahr. 37) Junge Knospe (Blütenstengel) vergr., mit erstem Laubblatt (e). 6) Keimung. 11) Die Plumula rückt herunter; rechts die Hauptwurzel. 15) Älteres Stadium der Keimpflanze, H) Hauptwurzel, a) Keimblatt, o) dessen Scheidenteil, b) Nährblatt der Zwiebel, i) Verbindung der Zwiebel mit dem Keimblatt. — (Nach Irmisch.) — Oben rechts Schema zu 35 (Original.) S = d + d'; p) Erneuerungsknospe.

an die Achse (*St*) adossiert sein muss. Alle sind untereinander hoch hinauf zusammengewachsen und in den Achseln einiger derselben entwickeln sich auch Axillarknospen *(k)*. Die Zwiebel endigt tief unten in der Höhlung mit einer kleinen Knospe (36), welche dem künftigen Blütenstengel mit dem ersten Laubblatte *(e)* den Ursprung gibt. In der Achsel der letzten Schuppe (d, d') bildet sich eine kleine Erneuerungsknospe (35, 36), aus welcher sich im Frühjahr wiederum eine neue Zwiebel entwickelt und an die dann der Blütenstengel mit der Basis wiederum anwächst. Aus diesem Vorgange wird es nun klar sein, warum die Überbleibsel der vorjährigen Achsen in Reihen nebeneinandersitzen.

Interessant ist auch das Keimungsstadium des Erythroniums. Aus dem Samen (6) tritt das lange, walzenförmige Keimblatt hervor, welches am Ende in einer kleinen Vertiefung die Plumula trägt. Unter der letzteren befindet sich ursprünglich die Hauptwurzel. Aber im Verlaufe des weiteren Wachstumes rückt — ähnlich wie bei Tulipa — die Plumula samt dem sie umgebenden Teile des Keimblatts tief herunter (11), so dass die Hauptwurzel (*H*) hoch über die Plumula hinauf und seitweits gerät. Aus der Plumula wächst dann die, die Keimblattscheide (*o*) und die erste, fleischige Innenschuppe enthaltende Zwiebel für das nächste Jahr (15). An der Basis der walzenförmigen Zwiebel befindet sich die, in einem Kanälchen verborgene Knospe für das nächste Jahr.

Ganz eigentümliche Zwiebeln besitzen mehrere Arten der Gattung *Oxalis*. Wir haben schon auf S. 385 erwähnt, dass *Oxalis esculenta* ausser den rübenartigen Knollen auch eine Menge von Axillarzwiebeln entwickelt, welche leicht abfallen und so die Pflanze vegetativ vermehren. Diese Zwiebelchen sind aus einer grösseren Anzahl kleiner, fleischiger Schuppen zusammengesetzt. Bei anderen Arten derselben Gattung gibt es eine einzige Basalzwiebel, aus welcher der, von einigen grundständigen, langgestielten Blättern umgebene Blütenstengel herauswächst. Bei *O. quatroglandulosa* Rose (Mexiko) u. a. ist diese Zwiebel 3—4 *cm* lang und beiläufig 3 cm breit, oval und setzt sich dieselbe aus einigen Hunderten schmal-linealer Schuppen zusammen (Fig. 3 a, b, Taf. IV), von denen die äusserlichsten kürzer, derb-krallenförmig, die in grosser Anzahl nachfolgenden, schmal-linealen, mit einer steifen Mittelrippe und zwei Seitenrippen versehenen ringsum trockenhäutig und mit überaus langen, weichen Haaren am Rande bewachsen sind. Mit Hilfe dieser Haare verbinden sich alle diese Schuppen zu einer zottigen, warmen Hülle, in welcher die eigentliche Nährzwiebel sitzt. Diese ist aus länglich-linealen, in grosser Anzahl vorhandenen, fleischigen, am Rande drüsig-gezähnten Schuppen zusammengesetzt Die letzteren stellen das eigentliche Reserveorgan der Pflanze dar, während die Aussenschuppen nur die Funktion von Hüll- und Erwärmungsorganen verrichten. Auch bei anderen Zwiebeln haben wir gesehen, dass die eigentlichen, fleischigen Schuppen äusserlich von lederartigen, trockenen Schuppen umgeben zu sein pflegen. Bei Tulipa ist diese leder-

artige Schuppe auf der Innenseite mit dichten Härchen bewachsen, was sehr an die eben beschriebene *Oxalis* oder an das trockene Perikarp an den Früchten der Castanea vesca erinnert.

Die Zwiebeln sind bei den Monokotylen mehr verbreitet als bei den Dikotylen, bei denen sie im ganzen zu den Seltenheiten gehören. Kleine, unterirdische Zwiebeln erzeugt *Saxifraga granulata* L. In den Blattachseln bilden sich bei der Art *S. bulbifera* L. kleine, leicht abfallende und die Pflanze vegetativ vermehrende Zwiebeln mit einigen, fleischigen Schuppen. Dieselbe Funktion verrichten bei *Dentaria bulbifera* dunkelfarbige, ebenfalls leicht abfallende Axillarzwiebelchen am Stengel. *Mandirolla lanata* (Gesnerac.) bildet ganze Ähren zwiebelförmiger Knospen, welche zerfallen und der vegetativen Vermehrung dienlich sind. Auf ähnliche Weise entwickeln sich in den Blütenständen von *Allium vineale*, in den Achseln der Hochblätter von *Lilium bulbiferum* usw. zahlreiche, kleine, leicht abfallende Zwiebeln, welche die vegetative Vermehrung befördern. Allein hiermit gelangen wir in das Gebiet eines anderen Themas, mit welchem wir uns in dem Kapitel über die vegetative Vermehrung besonders und eingehender befassen werden.

Die fleischigen Schuppen, als Reserveorgane, müssen aber nicht immer an einer verkürzten Achse gestellt sein und eine kugelige Zwiebel bilden, hie und da sind sie auch an verlängerten, unterirdischen Rhizomachsen gestellt, indem sie ein zapfen- oder walzenähnliches Gebilde darstellen. Einige *Gesneraceen*, so z. B. *Smithiantha zebrina*, *Kohleria digitaliflora* u. a. zeigen ähnliche zylindrische, unterirdische Gebilde, mit deren Hilfe sie sich auch vegetativ leicht vermehren. Von den europäischen Arten besitzt namentlich *Lathraea Squamaria*, der bekannte Parasit an den Bäumen und Sträuchern der Carpinaceen und Betulaceen vielfältig verzweigte, starke, unterirdische Rhizome, welche in abwechselnden Paaren mit grossen, fleischigen, zahnähnlichen Schuppen besetzt sind. Sie sind an der Basis von aussen eingerollt (Fig. 348), so dass eine Höhlung entsteht, aus welcher noch Kanälchen in den übrigen Teil des Schuppenparenchyms verlaufen. Die Wände der Höhlung und Kanäle sind mit kleinen Drüsen besetzt, was Kerner zu der Vermutung Anlass gab, dass es sich da um ein Organ zum Fangen und Verzehren kleiner Tiere handelt, welche wirklich dort angetroffen werden. Allein alle anderen Umstände widersprechen dieser Ansicht, so dass die biologische Bedeutung der beschriebenen Höhlungen noch ungenügend aufgeklärt bleibt. Die Organisation dieser Rhizome ist zuerst von Irmisch und Stenzel erkannt und beschrieben worden. In neuerer Zeit haben Goebel und Haberlandt ihnen ihre Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Autoren vermuten, dass die Drüsen in den Höhlungen der Schuppen Wasser ausscheidende Gebilde sind, welche die Bestimmung haben, die sonst von den Blättern verrichtete Transpiration zu ersetzen. Um dann die Drüsen in der Erde zu schützen, habe sich der Schuppenrand umgerollt und dieselben so in eine Höhlung

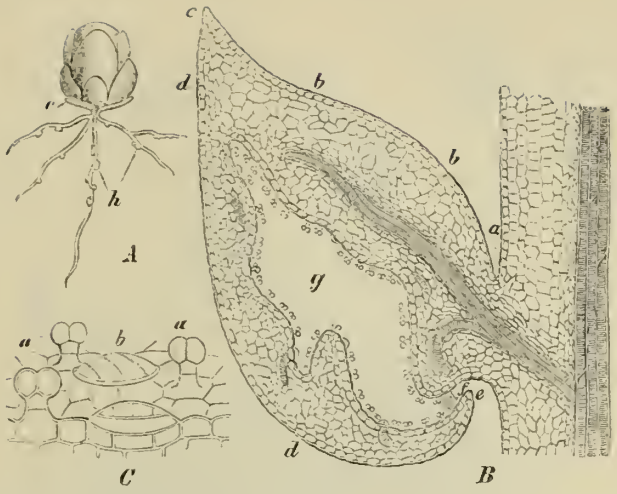


Fig. 348. **Lathraea Squamaria.** A) Keimpflanze in nat. Gr., h) Haustorien, c) Kotylen; B) Längsschnitt durch die fleischige Schuppe, g) Höhlung, b) Oberseite des Blatts, f) Eingang; C) vergr. Höhlungswand, a) Kopf-, b) Schilddrüsen. (A) nach Irmisch, B, C) nach Kerner.

eingeschlossen. Auch die Schuppen an den Rhizomen der verwandten *Tozzia alpina* verrichten eine ähnliche Reserve- und Transpirationsfunktion und zeigen ebenfalls in ähnlicher Weise an den Rändern unterwärts umgeschlagene, sowie in der dadurch entstandenen Höhlung mit zahlreichen Drüsen besetzte Schuppen. Aber auch anderwärts finden wir an den unterirdischen Rhizomen fleischige, als Reserveorgane fungierende Schuppen, obzwar dieselben hier nicht als besondere, ganze Gebilde auftreten. So z. B. kommen an den fadenförmigen Ausläufern von *Oxalis Acetosella* L. fleischige, zahnförmige Schuppen vor, welche auf dem Ausläufer zum Teil zerstreut, zum Teil angehäuft sitzen und aus den Blattbasen, von denen die Blattstiele gliederartig abfielen, entstanden sind. Auch *Adoxa Moschatellina* L. besitzt fadenförmige Ausläufer, welche an den Enden kurzangehäufte, weisse, fleischige Schuppen tragen. Hier ist also die Rhizomachse selbst, auf welcher die Schuppen sitzen, fleischig verdickt. Es verrichten hier nämlich nicht nur die Blätter, sondern auch die Achse gleichzeitig die Dienste eines Reserveorganes. In gleicher Weise finden sich bei *Dentaria enneaphyllos* L. und *D. bulbifera* L. fleischige, zahnähnliche Schuppen vor, welche auf dem fleischig verdickten Rhizom dicht aneinander stehen. Es gibt noch ausserdem in anderen Familien genug hieher gehörigen Beispiele.

Eine allgemein bekannte Funktion von Reserve- und Speicherorganen haben die fleischigen Keimblätter an den Keimpflanzen (Pisum, Aesculus), wo sie die Rolle des Nährendosperms im Samen übernehmen. Deshalb sind dort, wo das Endosperm entwickelt ist, die Keimblätter klein, häutig

und umgekehrt. Übrigens verweisen wir betreffs dieses Gegenstandes auf das Kapitel über die Keimung.

Noch anderwärts und in anderer Form übernehmen die Blätter die Aufgabe der Reserveorgane; es ist dies der Fall bei der Familie der *Orchidaceen*, worauf bisher nicht aufmerksam gemacht worden ist. Alle Orchideen sind durch ein periodisches Leben gekennzeichnet, nämlich durch eine Vegetations- und eine Ruheperiode. Und mit dieser Eigenschaft hängt die Bildung der Reserveorgane in der genannten Familie zusammen. Diese nehmen bald die Gestalt von Wurzelknollen, bald von Achsen- und Luftknollen (bei den epiphytischen Arten) an. Überall dort, wo solche Knollen zur Entwicklung gelangten, sind die Blätter dünn und in der Ruheperiode vertrocknend und abfallend. Dort indessen, wo weder Achsen- noch Wurzelknollen vorhanden sind, sondern bloss ein dünnes, häufig auch kleines Rhizom, entwickeln sich lederartige, sehr dicke, fleischige, auch über die Ruheperiode an der Pflanze ausdauernde Blätter. In denselben häufen sich die Reservenährstofte an, welche dann in der Vegetationsperiode die Pflanze mit Nahrung versorgen. Diese Blätter verrichten daher gleichzeitig die Dienste von Assimilations- und Reserveorganen. Belehrende Beispiele hiefür finden wir an den Arten: *Oncidium Cavendishianum*, *Louisia teretifolia*, *Pleurothallis* u a. Ja, bei den Arten der Gattungen *Cattleya*, bei *Hartwegia purpurea*, *Epidendron ciliare*, *Laelia glauca* u. a. ist zwar eine fleischige, aber kleine Knolle entwickelt, was zur Folge hat, dass gleichzeitig auch die Blätter als Reserveorgane dienen müssen.

3. Die Bewässerungsblätter der Gattung Dischidia.

Eine bewunderungswürdige Form haben die grünen Blätter einiger Arten der Gattung *Dischidia* (Asclepiad.) angenommen und weil ihnen auch eine ungewöhnliche Funktion zugewiesen ist, so kann man sie in keine der bereits erwähnten Kategorien einreihen.

D. Rafflesiana Wallr., deren Heimat sich in Ostindien und auf den Sunda-Inseln befindet, ist eine epiphytische Pflanze, welche in Urwäldern an den Rinden alter Bäume klettert. Ihre Blätter stehen paarweise an einem langen Stengel, sind kurzgestielt, lederartig, breit-eiförmig. An einem und demselben Stengel verwandeln sich dieselben plötzlich in einige *cm* lange Taschen oder Urnen (Fig. 349), welche am Blattstiel mit einer Öffnung versehen sind. Diese Urnen sind gewöhnlich mit Regenwasser angefüllt. Nach Treub entstanden sie aus den flachen Blättern dadurch, dass sich deren flache Spreite nach unten umgebogen hat und an den Rändern zusammenwuchs, denn tatsächlich entspricht das Innere der Tasche (Urne) der Unter- und das Äussere der Oberseite des Blattes. Treub fand auch Übergangsformen zwischen den flachen und hohlen Blättern. Auch die ver-

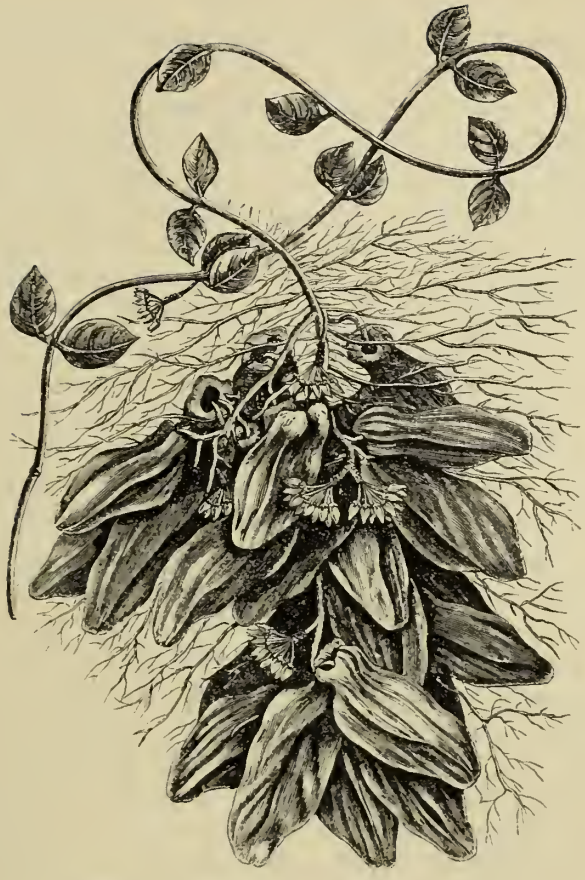


Fig. 349. **Dischidia Rafflesiana** Wall. mit taschenförmigen Blättern (unten). (Nach Wallich, Engl. Fam.)

wandte Art *Conchophyllum imbricatum* Bl. weist steife, beckenförmige, mit den Rändern sich dicht deckende und flach an die Rinde angedrückte Blätter auf. Auch hier entspricht die Innenseite der Rücken- und die Aussenseite der Bauchseite.

Die Funktion dieser sonderbaren Taschen haben Goebel und Treub dahin erklärt, dass die zahlreichen, in der Nähe der Blätter aus dem Stengel herauswachsenden Wurzeln in die Taschen hineinkriechen, wo sie in dem angehaltenen Wasser Befeuchtung finden. Es ist dies also ein überaus sinnreiches Organ, welches in dieser Beziehung den merkwürdigen Blättern der Gattung Nepenthes zur Seite gestellt werden kann. Auch bei dem, schon oben erwähnten *Conchophyllum* drücken sich die Blätter an die Rinde an, damit die Wurzeln unter denselben Schatten und Feuchtigkeit finden können. Um die Verdunstung des Wassers zu verhinden, ist die Blattoberfläche des Conchophyllum und der Taschen der Dischidia mit einer undurchlässigen Wachsschicht überzogen.

4. Die mechanischen Blätter, insbesondere die Blattranken.

Die Blätter, welche die Bestimmung haben, eine andere als die Assimilationsfunktion zu verrichten, verlieren allgemein das Chlorophyll und nehmen die mannigfaltigsten Formen an, je nachdem, welche Dienste sie leisten sollen. Es sind dies zumeist mechanische Funktionen: die Umhüllung der vegetativen oder Blütenknospen, ebenso die Umhüllung von Zwiebeln, Stämmen, Früchten usw. Zu diesem Zwecke erlangen sie die Form von häutigen oder lederartigen Schuppen. Sie sind manchmal auch an der Innenseite mit Haaren oder Filz bewachsen oder mit klebrigem Harz zusammengeklebt, um die junge Knospe möglichst gut zu schützen, was namentlich für die Bäume und Sträucher mit abfallenden Blättern in den gemässigten und kalten Zonen Geltung hat. Aber auch die Koniferen dieser Gegenden, deren Nadelblätter im Winter nicht abfallen, hüllen ihre Knospen im Winter in zahlreiche, äusserlich lederartige, im Innern häutige Schuppen ein (Pinus, Picea, Abies). Einige Arten der Gattung Abies giessen sogar diese Schuppen in Harz ein, so dass der dadurch bewirkte Schutz vor Frost zur Winterszeit desto vollkommener ist.

Aber auch die unterirdischen Zwiebeln, Knollen und Rhizome pflegen in besondere Schuppen eingehüllt zu sein, welche sich manchmal besonders adaptieren. Sie sind entweder häutig, lederartig oder in Netze und Gewebe gespalten. Häufig verdicken sich die Nerven beträchtlich, während das Mesophyll gänzlich abstirbt, wodurch manchmal ein festes Netz entsteht. Dahin gehören z. B. die Knollen der Gattungen *Crocus*, *Gladiolus*, *Moraea* und der *Albuca affinis*. Ebenso die Knollen des *Cyperus esculentus*. Die Luftknollen der exotischen, epiphytischen *Isabelia virginalis* (Orchidac.) sind in Schuppen eingehüllt, welche lediglich aus einem dichten Netzgewebe zusammengesetzt sind.

Bei den Palmen kommen zwischen den Blattstielen feste Schuppen von grossen Dimensionen hervor, welche bei einigen Arten (Chamaerops, Latania) sich zu einem Gewebe zerfasern, welches wie grosse Segel den Palmenstamm einhüllen. Die bedeutsamste mechanische Funktion verrichten die Blätter in der Form von Ranken. Die Ranken sind faden- oder strickförmige, durch Berührung an Gegenständen sehr reizbare Gebilde, so dass sie infolge von Reizung sich winden und so an Zweigen etc. umschlingen. Auf diese Weise halten sie die Pflanze an anderen Objekten fest; eine solche rankentragende Pflanze besitzt dann einen langen und schwachen Stengel, weshalb sie selbständig gar nicht aufrecht zu stehen vermöchte. Ausser dem Winden, welches nach rechts oder nach links, oder bei einer und derselben Ranke unten nach einer und oben nach der anderen Richtung hin erfolgt, halten sich die Ranken an glatten und senkrechten Wänden mit Hilfe reizbarer Warzen fest. Interessant ist, dass sich Ranken von gleicher Gestalt und gleicher Funktion nicht nur aus den Blättern,

sondern auch aus den Achsen entwickeln, wir werden uns daher mit denselben noch einmal in dem Kapitel über die Achsen befassen. Es ist dies eine abermalige Bestätigung unserer Ansicht, dass gleiche Organe aus jedwedem Pflanzenteile entstehen können (siehe überdies auch die Ranken der Gattung Smilax auf der S. 452). Bei den Ranken muss infolgedessen genau unterschieden werden, ob sie aus Blättern oder aus Achsen entstanden sind, was manchmal keine leichte Aufgabe ist, wie wir an den Ranken der Cucurbitaceen sehen werden.

Fig. 350. **Bignonia Unguis** L., a) Krallenranken, α) Hüllschuppen. Verkl. (Original.)

Auf die einfachste Weise sind die Ranken in der Weise eingerichtet, wenn sich das Blattende zu einem dünnen, fadenförmigen Teil verschmälert, welcher sich dann als Ranke an Gegenständen festmacht und windet. Beispiele hiefür haben wir an *Gloriosa superba*, *Lyttonia*, *Flagellaria indica*, *Mutisia* (Composit.), *Stylidium scandens* R. Br. usw. Hier kann allerdings kein Zweifel bestehen, dass die Ranke ein Bestandteil der Blattspreite ist.

Bei der Palme *Ancistrophyllum secundiflorum* und Arten der Gattung *Calamus* verlängert sich die Rippe zu einem, bis 10 cm langen, runden, mit krallenartigen, hart verkieselten Haken besetzten Ausläufer, mit welchem sich die Pflanze an den Zweigen der Bäume anklammert. Diese Haken sollen angeblich von bloss trichomatischer Beschaffenheit sein. Es handelt sich hier nicht um Ranken im eigentlichen Sinne dieses Wortes, denn sie sind nicht reizbar und winden sich nicht, obzwar sie dieselbe Aufgabe verrichten, wie wahre Ranken.

Die Fadenranken sind in der Pflanzenwelt sehr verbreitet und zwar in den verschiedensten Verwandtschaften. So sind sie häufig bei den Leguminosen (Lathyrus, Vicia, Pisum), in der Familie der Bignoniaceen, bei *Cobaea scandens* u. a. Bei den Gattungen *Lathyrus* und *Vicia* ist kein Zweifel, dass die verzweigten Ranken veränderten Blättchen (den endständigen und seitlichen) entsprechen. Bei der Gattung *Orobus* ist statt des Endblättchens eine kleine Borste — also ein Übergangsorgan, welches weder eine Ranke, noch ein Blatt darstellt, vorhanden. *Lathyrus Aphaca* besitzt zwei grosse, blattartige Nebenblätter (siehe S. 428) und zwischen

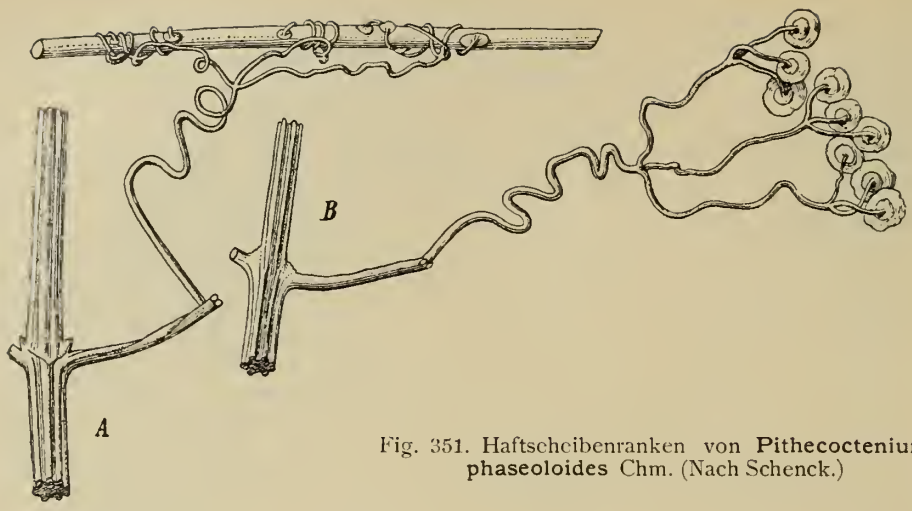


Fig. 351. Haftscheibenranken von **Pithecoctenium phaseoloides** Chm. (Nach Schenck.)

denselben ein ganzes Blatt zu einer einfachen Ranke umgewandelt. Bezüglich der Art *L. Nissolia* und der Entstehung der Seitenblättchen bei *L. Ochrus* (S. 428) muss angenommen werden, dass eine Umwandlung des ganzen Blatts, welches ursprünglich einfach war, stattgefunden hat.*)

Ein anderer Typus von Blattranken sind die Krallenranken, wie dieselben namentlich bei einigen *Bignoniaceen* (Bignonia, Melloa, Dolichandra u. a.) vorkommen. *B. Unguis* L. (Fig. 350) hat ein gefiedertes Blatt, dessen Endblättchen und die zwei nächsten, seitlichen die Gestalt von rundlichen, sehr derben Krallen annehmen, mit deren Hilfe sie sich fast an den Rinden und Zweigen der Bäume anheften. Wie bekannt, sind die Bignonien und mit denselben verwandten Gattungen charakteristische Lianen der Tropenwälder.

Einen dritten Typus bilden die Haftscheibenranken, welche am Ende der fadenförmigen Zweige anhaftende, reizbare Scheiben entwickeln, mittelst welcher sie sich an aufrechte Gegenstände ansaugen. Gewöhnlich sind diese Ranken auch windend, wie der erste Typus, die Enden saugen sich mitunter vermittelst der Scheiben an. Hieher gehören nachstehende Gattungen der Bignoniaceen: *Glaziovia*, *Haplolophium, Pithecoctenium* (Fig. 351), *Tynnanthus*, *Macrodiscus, Doxantha.* Die Anheftung der Pflanze auf die letzt- und vorhererwähnte Art ist eine so feste, dass es zumeist gar nicht anders, als durch Zerschneidung der Ranken möglich ist, die Liane von ihrem Substrate zu trennen. Die grünen, flachen Blättchen des Rankenblattes fallen im Alter ab, die Ranken dagegen verholzen, werden hart und bleiben jahrelang in Verbindung mit der Liane und deren Substrat.

Einen Beweis dafür, dass die hier genannten Ranken als Blattumwandlungen anzusehen sind, liefert ihre Stellung am Blatte und dafür

*) Bezüglich der verschiedenen, in dieser Beziehung ausgesprochenen Ansichten verweisen wir auf die Arbeiten Irmischs, Göbels und Schencks. Dass hier die Entwicklungsgeschichte gar nichts entscheiden kann, ist selbstverständlich.

sprechen auch abnorme Fälle, wo statt der normalen Ranke ein flaches Blatt zum Vorschein gelangt. A. Mann hat sogar künstliche Versuche an der gemeinen Erbse angestellt, wobei sich die Ranken in flache Blättchen umwandelten.

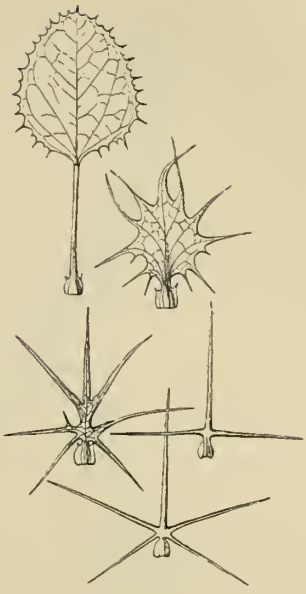


Fig. 352. **Berberis vulgaris**, Metamorphose des Laubblattes in die Blattdornen. (Original.)

5. Blattdornen.

Wie die Nebenblätter (S. 440), so können auch ganze Blätter sich in Dornen umwandeln. Von morphologischem Standpunkte, teilweise auf Grund der Orientierung des Blattdornes zu den anderen benachbarten Pflanzenteilen, teilweise auf Grund deutlicher Übergänge in ein normales Blatt kann man keineswegs daran zweifeln, dass hier der Dorn ein Blatt bedeute. Das bekannteste Beispiel von Blattdornen bietet uns *Berberis vulgaris* (Fig. 352), wo sich das Blatt in 1—5fach gespaltene Dornen verwandelt hat. An den Wurzeltrieben sehen wir nicht selten, dass aus dem normalen, gezähnten Blatte eine allmähliche Umwandlung in Dornen dadurch vor sich geht, dass sich die 2—4 Basalnerven und der Mittelnerv bedeutend verstärken und steif werden, während das Mesophyll an den Seiten abnimmt. Bemerkenswert ist, dass das Spreitenblatt stets langgestielt und unter der Spreite selbst gegliedert ist, während das Übergangsblatt den Blattstiel verliert und überhaupt nicht gegliedert ist. Hieraus ist zu ersehen, dass die Blattgliederung nur ein sekundärer Zustand ist und verschwinden kann, wenn er für die Pflanze zwecklos wird oder ihr gar (wie hier) im Wege steht.

Andere Beispiele von Dornen findet man an den Arten der Gattung *Astragalus* (A. horridus, A. tragacantha u. a.). Hier wird die Hauptrippe des gefiederten Blattes steif und holzig und verwandelt sich dieselbe schliesslich in einen Dorn, nachdem im Alter die Seitenblättchen abgefallen sind. Einen ähnlichen Vorgang erblicken wir bei einigen Arten der Gattungen *Caragana* und *Sarcocaulon* (Geraniac.). *Cicer subaphyllum* trägt paarig-gefiederte Blätter, deren Hauptrippe in einen hakenförmigen Dorn ausläuft und auch die Seitenblättchen sind zu Dornen umgewandelt.*)

Ganz besondere Blätter hat der Baum *Parkinsonia aculeata* L. (Legumin.) ausgebildet. Hier ist das Blatt paarig-gefiedert, mit einer Mittel-

*) Siehe die Abbildung Reinkes in den Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 30 Heft 4

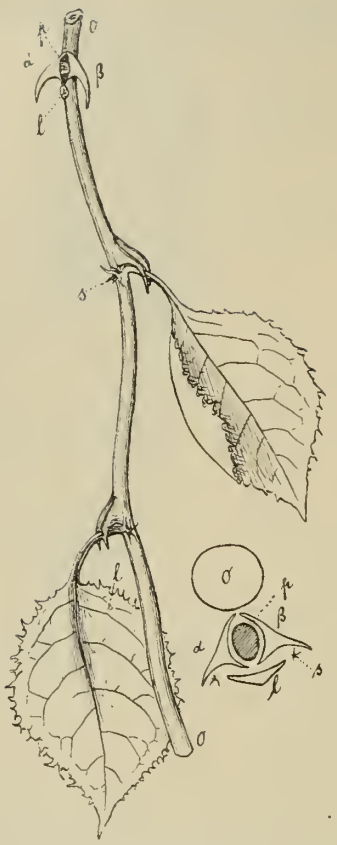


Fig. 353. **Celastrus flagellaris.** Liane mit verdornten Vorblättern (α, β) an der Achselknospe (p); s) Nebenblätter (als Borsten). (Original.)

Fig. 354. **Monetia barterioides.** Die Vorblätter der Achselknospe (α, β) verdornen; s) Nebenblätter. (Original.)

rippe, welche einen harten, kurzen und dicken, mit zwei Paaren genäherter und gliederig eingefügter Abschnitte versehenen Dorn trägt. Diese Abschnitte sind bis 30 *cm* lang und sind an beiden Seiten mit kleinen Blättchen (bis zu 80) besetzt. Diese Blättchen fallen bald ab, während die Abschnitte flügelförmig als feste, ein wenig erweiterte und grüne Riemchen lang ausdauern und Assimilationsfunktion verrichten. Auch die kleinen Nebenblätter an den Seiten des Blattdornes sind verdornt. Der Blattdorn bleibt mehrere Jahre lang an den Zweigen übrig, auch wenn die Blattabschnitte schon längst verschwunden sind.

Auf gleiche Weise verhalten sich die Blätter des Strauches *Caragana pygmaea* DC. (Himal.), denn auch hier verwandelt sich die Hauptrippe in einen Dorn, an welchem zwei Paare einfacher, länglicher, eng aneinander genäherter Blättchen sitzen. An den Seiten des Dornes sind die häutigen Nebenblätter sichtbar.

Interessant sind auch die Dornen in den Blattachseln an den Zweigen der Gattung *Citrus*. Urban und Penzig haben richtig darauf hingewiesen, dass dies die verdornten, ersten, 1 bis 2 transversal stehenden Blätter des Axillarzweiges sind. Wenn ein Dorn stark wird, so drängt er dann den Axillarzweig ein wenig zur Seite. *Chuquiraga parviflora* Grsb.

(Compos. – Bolivia) besitzt stark verdickte, kleine, elliptische, am Rande hart wulstige und vorne stachelspitzige Blätter, in deren Achsel findet man Blattbüschel mit ersten Schuppenblättern, welche sämtlich in einfache Dornen umgewandelt sind. In den Achseln der breiten, gegenständigen Blätter der *Monetia barterioides* Her. (Fig. 354 — Salvadorac.) bemerken wir zwei harte, lange, eingebogene Dornen und sonst nichts. Nur bei näherer Untersuchung konstatiert man, dass zwischen ihnen eine kleine Axillarknospe sitzt, welche von den Dornenbasen umfasst wird. Seitwärts von dem Blattstiele sind rudimentäre Nebenblätter wahrzunehmen. Dieser Disposition zufolge ist nicht zu zweifeln, dass beide Dornen transversale Blättchen (α, β) der Axillarknospe darstellen.

Noch auffallender sind die Dornen der mandschurischen, holzigen Liane *Celastrus flagellaris* Rupr. (Fig. 353). Ihre Zweige sind bis einige Meter lang, einfach oder wenig geteilt, entfernt beblättert. Die Blätter sind oval, gestielt, zurückgebogen, mit borstenförmigen Nebenblättern an den Seiten. Oberhalb des Blattstieles sitzen in der Achsel zwei harte, hakenförmig zurückgebogene Dornen (α, β), mit denen sich die Liane an Bäume und andere Gegenstände vorzüglich anklammert. Wenn das Blatt abfällt, so hinterlässt es eine rundliche Narbe, oberhalb welcher dann die Axillarknospe zum Vorschein gelangt, die von beiden Seiten durch die ausgebauchten Basen der hakenförmigen Dornen gedeckt ist. Es haben sonach diese Dornen gleichzeitig eine zweifache mechanische Funktion.

Überaus interessant und bisher unbeachtet geblieben sind die Blattdornen der Gattung *Asparagus*. Bei der Mehrzahl der Arten (darunter auch *A. officinalis*) sind die Blätter unter den Zweigen oder den Bündeln grüner Nadelblätter (Kladodien) in häutige Schüppchen umgewandelt. Diese Schüppchen enthalten bloss einen Mittelnerv (Fig. 305) und sind an der Basis zu einem mehr oder weniger langen Sporn ausgezogen. Wir haben es hier also mit gespornten Blättern (S. 480) zu tun. Dieser Sporn beginnt dann bei einigen Arten hart zu werden und sich zu vergrössern, bis er manchmal die Gestalt eines langen, zumal ein wenig zurückgebogenen Dornes annimmt, an welchem oberseits an der Basis das eigentliche, häutige Blatt sitzt. Dies ist der Fall bei der Art *A. Wilmsii* Diels (Transvaal u. a.).

Die biologische Bedeutung der Blattdornen ist dieselbe, wie bei den Stacheln und Achsen- sowie Nebenblattdornen überhaupt.

c) Reduktion und Abortierung der Blätter.

Es ist natürlich, dass die Blätter allerwärts dort, wo sie gar keine Funktion mehr haben, allmählich abortieren, bis sie schliesslich spurlos verschwinden. Dies gilt allgemein von allen parasitischen und saprophytischen Pflanzen, welche nicht assimilieren, da sie nicht grün sind und

deshalb auch keine Blätter brauchen (Orobanche, Lathraea, Monotropa, Cuscuta, Balanophora usw.). Die Blätter nehmen hier die Gestalt von einfachen Schuppen an, die auch eine einfache anatomische Struktur aufweisen. Häufig ist nicht einmal ein Nerv entwickelt (Cuscuta). Die Schüppchen an den Rhizomen von *Coralliorhiza* und *Epipogon* sind kaum sichtbar und zeigen überhaupt nicht einmal differenzierte Gewebe, indem sie sich zumeist nur aus drei Zellschichten zusammensetzen.

Auch viele Succulenten, deren Achse selbst fleischig wird und assimiliert, haben die Blätter vollständig verloren. Die grösste Anzahl der Kaktuse zeigt keine Spur von Blättern, deren Stellen nur durch Höckerchen angedeutet sind, an denen die Stacheln sitzen. Die theoretische Existenz dieser abortierten Blätter bestätigen nicht bloss die Gattungen, bei denen wir normal entwickelte Blätter vorfinden (Peireskia, Opuntia), sondern auch abnorme Fälle, wo unter besonderen Umständen plötzlich abortierte Blätter zum Vorschein kommen (Dams, Monatsschr. f. Cact. 1994).

Die unterirdischen Rhizome und Ausläufer pflegen bloss mit einfachen Schuppen besetzt zu sein, welche nur die Funktion haben, den Vegetationsscheitel und eventuell die Achselknospen zu schützen (Triticum repens, Carex arenaria, Paris, Convallaria usw.).

Viele xerophile Pflanzen, häufig namentlich Bäume und Sträucher, verlieren frühzeitig die grünen Blätter und bekleiden sich statt derselben nur mit kleinen, nicht grünen Schuppen (*Ephedra, Casuarina*). *Ephedra* entwickelt bei der Keimung zwei lange, grüne Keimblätter, denen noch 2—3 Paare ähnlicher, grüner Blätter nachfolgen. Dann trägt sie aber ihr ganzes Leben hindurch bloss kleine Schüppchen. Die Zweige jedoch sind grün und verrichten Assimilationsfunktion. *Casuarina* entwickelt gleich nach den zwei einfachen Keimblättern kleine Schüppchen.

Auch alle Phyllokladien, welche die flachen, grünen Blätter nachahmen, tragen natürlicherweise keine Laubblätter, sondern bloss Schüppchen von geringen Dimensionen (Phyllocladus, Mühlenbeckia, Xyllophylla u. a.). Es geschieht aber, dass bei solchen Pflanzen — wenigstens in der ersten Jugend — die ursprünglichen, grünen Blätter zur Entwicklung gelangen (so bei Carmichaelia australis). *Asparagus* trägt überhaupt keine grüne Blätter, sondern bloss häutige Schüppchen an den Achsen. Die grünen Zweige und nadelblättrigen oder blattartigen Kladodien assimilieren da selbst. *Bowiea volubilis* treibt aus der Zwiebel nur zwei (selten mehr) grüne Blätter, welche später eintrocknen, worauf dann die kletternde Pflanze nur vermittels des grünen Stengels und der grünen Blütenstielen assimiliert, während die Blätter an der Pflanze in kleine häutige Schuppen umgewandelt sind.

Die Gattung *Colletia* trägt dicke Achseldornen, welche grün sind, wie die Zweige, die Blätter selbst sind jedoch in Schuppen umgewandelt oder verkümmert. In der Jugend sind die Blätter dagegen vollkommen entwickelt. Manchmal erfolgt dies in dieser Weise auch abnorm an der

erwachsenen Pflanze als Atavismus. Die strauchartige *Cassia aphylla* Cav. (aus dem tropischen Amerika) besitzt vielfältig gabelförmig geteilte Zweige von bläulich-grüner Farbe, welche nur winzige, häutige Stützschuppen tragen. Etwas ähnliches sieht man an *Parkinsonia microphylla* Torr. *Cassia eremophila* A. C. (Australien) besitzt zwar gefiederte Blätter, aber die Hauptrippe und die Seitenfiedern sind steif, lineal, ohne flache Blätter, welche abortiert sind.

Interessante Verhältnisse kann man an dem, in den trockenen arabischen Wüsten wachsenden Baume *Moringa arabica* Pers. beobachten. Die grossen Blätter sind unpaarig-gefiedert, aber steifen, verzweigten Ruten ähnlich, denn die Hauptrippe und die Seitenfiedern sind rundlich, hart und blattlos. Dort, wo sich die beiden Seitenfiedern verbinden, ist eine kleine Drüse — das Rudiment der Stipelle — vorhanden. Auch die Stipeln sind in, an den Seiten des Blattstiels befindliche Drüsen umgewandelt. Die Blattfiedern sind jedoch entfernt-gegliedert und an den Gliedern sitzen kleine Drüsen, welche umgewandelte Stipellen vorstellen. Die eigentlichen Blättchen sind nur unbedeutend und fallen frühzeitig von den Blättern ab, so dass nur die rutenförmigen Blattrippen an den Zweigen übrig bleiben. Etwas Ähnliches beschreibt Goebel bei den Umbelliferen *Crantzia lineanis* (N. Seeland) und *Ottoa*, deren Blätter den langen, linealen Blättern einiger Arten der Gattung Juncus nicht unähnlich aussehen. Sie sind entfernt- und quer-gegliedert und tragen an den Gliedern kleine Höcker, welche höchstwarscheinlich als Rudimente der Blattfiedern anzusehen sind.

Dass in den Blütenständen und in der Nähe der Blüten die Brakteen mehr oder weniger verkümmern oder gänzlich abortieren, ist eine allgemein verbreitete und bekannte Erscheinung. Die Blütentraube der Cruciferen z. B. ist überhaupt aller Stützbrakteen bar. Nur bei *Schizopetalum* und *Barbaraea bracteosa* sind sie gut entwickelt. Dass hier eine Abortierung ohne Hinterlassung von Spuren stattfand, beweisen einige Abnormitäten. So habe ich an *Cheiranthus Cheiri* nicht selten unterhalb des Blütenstiels eine Braktee entwickelt gefunden, welche aber in der oberen Partie der Traube auf kleine, an den Blütenstiel angewachsene Zähnchen reduziert war. Interessant ist hiebei, dass auch die verkümmerten Brakteen in der Blütentraube der Cruciferen später zur Entwicklung gelangen, als die Blütenknospe. Dies gilt aber allgemein von allen reduzierten oder abortierten Organen, dass sie sich später entwickeln, als es ihre Prioritätsstellung an der Achse verlangt. Es ist dies abermals ein Beweis dafür, dass die Entwicklung in der Jugend für die botanische Wissenschaft sich als ganz wertlos erweist.

Die Rispen der Gräser sind ebenfalls aller Stützbrakteen bar, nur in seltenen Fällen sind sie normal entwickelt. So ist dies der Fall bei der Gattung *Sesleria*, wo sie unterhalb des untersten Zweiges der Inflorescenz sitzen und manchmal die nächsten Ährchen einhüllen. Abnorm habe ich einmal an einem Standorte alle Exemplare der *Melica nutans* mit grossen

Stützbrakteen unter den Ährchenzweigen versehen vorgefunden. Der Entwicklungszustand der Pflanze war sonst ganz gesund und normal.

Das eingerollte Blütenboragoid bei den Gattungen *Myosotis* und *Cynoglossum* zeigt keine Brakteen, welche spurlos abortieren, obzwar sie in den verwandten Gattungen vollständig zur Entwicklung gelangen.

Bei den Blüten ist es schliesslich eine gewöhnliche Erscheinung, dass dieser oder jener Blütenteil (die Staubblätter, Kronen usw.) sich reduziert oder spurlos abortiert. Wir werden über diesen Gegenstand in dem die Blüte behandelnden Kapitel recht häufig reden. Solche Abortierungen erfolgen hier aus verschiedenen Ursachen: entweder ist es eine ererbte Eigenschaft oder eine Unterdrückung infolge der starken Entwicklung des benachbarten Organes oder ein geotropischer Einfluss (die Abortierung in der Mediane der zygomorphen Blüten).

Die abortierten Blätter verraten sich manchmal auch durch das innere Gewebe der Achse, so läuft manchmal zu der Stelle, wo ein Blatt war, noch ein Gefässbündel. Oder man kann in der ersten Entwicklung des Vegetationsgipfels noch kleine, mikroskopische Höckerchen sehen, welche im Verlaufe des weiteren Wachstums der Achse gänzlich verschwinden. Es gibt aber auch so vollkommene Abortierungen der Blätter, dass ihre theoretische Existenz durch kein reelles Faktum begründet werden kann (Ablast nach Schmitz).

C 1. Die Gliederung der Kaulome.

Die vollkommen entwickelte dikotyle Pflanze, namentlich ein Baum oder ein Strauch, hat anatomisch und morphologisch die Achsen- (Kaulom-)

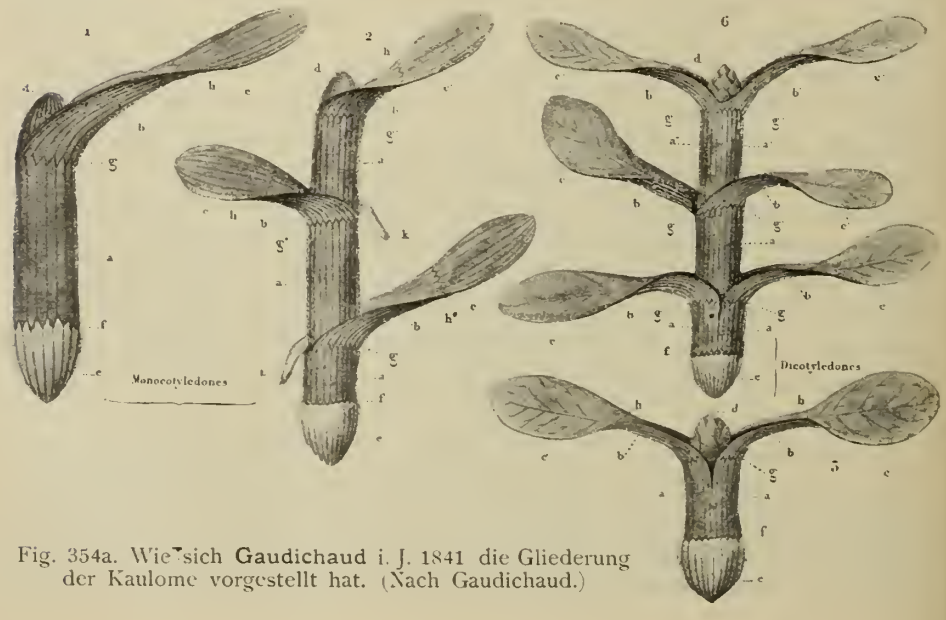


Fig. 354a. Wie sich Gaudichaud i. J. 1841 die Gliederung der Kaulome vorgestellt hat. (Nach Gaudichaud.)

dann die Blatt- (Phyllom)teile genau und scharf differenziert. Aus dieser Differenzierung nimmt die Mehrzahl der Botaniker an, dass die phanerogame Pflanze drei verschiedene Organe enthält: die Wurzel, die Achse und das Blatt. Diese Ansicht vertrat auch Alexander Braun und nach ihm eine ganze Reihe seiner Anhänger.

Mit dieser Theorie stimmt auf die erste Untersuchung hin die Mehrzahl der Monokotylen nicht überein, was namentlich von den Gräsern gilt, ebenso die Umbelliferen und andere Dikotylen (ein hervorragendes Beispiel haben wir in dieser Beziehung an der Gattung Coccoloba und an Gattungen der Familie der Polygonaceen), wo wir sehen, dass die Achse oder der Stamm aus, von einander abgesonderten Gliedern besteht und dass jedes Glied oben von einem Blatte abgeschlossen ist, welches seitwärts tritt. Diesem auffallenden Umstande hat schon Hochstetter (1847—1848) seine Aufmerksamkeit geschenkt. Nach ihm, ja schon gleichzeitig mit ihm haben sich viele andere Forscher mit der gegliederten Zusammensetzung der Kaulome beschäftigt und ein jeder von ihnen hat verschiedentlich adaptierte Ansichten über diesen Gegenstand ausgesprochen. Alle jedoch stimmen in einem Punkte überein, nämlich darin, dass die Achse der Phanerogamen nur scheinbar einfach, tatsächlich aber, entweder theoretisch oder de facto aus so viel Gliedern zusammengesetzt ist, als sie Blätter (oder überhaupt Phyllome) trägt.

Schon J. W. Goethe (1790), später E. Meyer (1832), Wigand (1846) geben zu, dass die letzte Einheit, aus der die Pflanze sich zusammensetzt, das Blatt sei. Deutlich hat diese Theorie C. H. Schultz (1843—1847) ausgeführt, welcher sagt, dass der Stengel der Pflanze sich aus den zusammengewachsenen Blattbasen zusammensetzt, denen sich seitwärts das eigentliche Blatt anfügt. Den zusammengewachsenen Stengelteil samt dem zugehörigen Blatte nennt er Anaphyt. Der französische Forscher Gaudichaud (1841) sprach fast gleichzeitig dieselbe Theorie aus, nur dass er seine Stengelteile mit der Bezeichnung Phyton belegt (Fig. 354 a). Am vollkommensten hat diese Lehre in der jüngsten Zeit auf Grund der Phyllotaxie Delpino (1883) erläutert. Er nennt seine Glieder Phyllopodien. Für die Theorie Delpinos hat sich auch De Vries ausgesprochen. Čelakovský war stets ein eifriger Vertreter der Anaphytosentheorie und veröffentlichte in dieser Beziehung drei Arbeiten, in denen er jedoch zu den bestehenden Theorien nichts neues hinzugefügt hat.

Wir geben zu, dass der Stamm eines dikotylen Baumes sich uns als einheitliches Ganzes mit einem vollständigen System von Geweben und konzentrisch orientierten Gefässbündeln darstellt und dass dieses Ganze auch als solches mit einem Vegetationsgipfel nachwächst, an dem von irgendwelchen Gliedern keine Spur ist. Aber wir bemerken zugleich sofort, dass dieser einheitliche Zustand ein sekundärer ist, denn im Embryo-

nalstadium hat er sich als ein solcher nicht gezeigt. Dass wir an ihm keine Glieder erblicken, hat nichts zu sagen; wir sehen ja an ihm auch keine Blätter, keine Blattnarben und keine Blattspuren, ebensowenig auch eine Epidermis und Spaltöffnungen. Die Einheitlichkeit und Differenzierung des dikotylen Pflanzenstengels oder Stammes ist also sekundär, später auftretend und bloss anatomisch, sie kann deshalb für die Bedeutung des Stengels oder Stammes keine morphologische Bedeutung haben. Die jungen Blätter auf dem Achsenscheitel entstehen als kleine Höcker in der Anreihung der genetischen Spirale und zwar gewöhnlich ziemlich tief unterhalb des glatten Scheitelkegels (oder der Parabel). Hier ist es also schon nicht mehr sichtbar, dass ein Höckerchen aus dem anderen entstehen würde. Trotzdem kann dieser Umstand keinen Grund gegen die Anaphytosentheorie abgeben, weil die Bildung der Höckerchen unter dem rundlichen Scheitel ebenfalls ein konstanter Sekundärzustand ist, denn bei der Keimung z. B. entstehen auf solche Weise keine Höcker. Es ist auch durch Fakta bewiesen, dass in einigen Fällen die Blatthöcker nicht in der Anreihung der genetischen Spirale entstehen und demnach müssen wir auf Grund der morphologischen Methode die Anreihung der Blätter nach der genetischen Spirale annehmen. Die zeitliche Entwicklung der Höcker kann nämlich nicht über ihren Fortgang und ihre morphologische Bedeutung entscheiden (siehe S. 13, I).

Wir haben aber ausser den schon angeführten Beispielen bei den Monokotylen und Umbelliferen noch viele andere klare Beweise, dass die Achse der Phanerogamen aus Gliedern oder Anaphyten zusammengesetzt ist.

Der monokotyle Embryo stellt sich uns als einheitliches Glied dar, welches seitwärts den Vegetationspunkt trägt. Die Einheitlichkeit und Selbständigkeit des Keimblattgliedes tritt noch mehr hervor bei der Gattung *Iris*, wo ich schon im Jahre 1887 bemerkt habe, dass eine Plumula nicht bloss auf einer Seite des Keimblattes, sondern auch zuweilen auf der anderen entgegengesetzten Seite angelegt wird, so dass aus einem Keimblatt später zwei beblätterte Stengel herauswachsen (Fig. 205). Auch der dikotyle Embryo zeigt sich uns als einheitliches Glied, welches den Vegetationsgipfel statt seitwärts am Ende besitzt und gerade durch diese Lage wird es bewirkt, dass die Entstehung von Kotyledonenhöckern (in der Anzahl von zwei oder mehreren) auf beiden Seiten oder rings herum erfolgt. Die Embryonen der Dioscoreaceen bilden einen Übergang zwischen beiden Typen der eben erwähnten Embryonen dadurch, dass der Vegetationsgipfel allmählich (je nach der Art) aus der Seitenlage zum Embryoscheitel fortschreitet, woraus der gleiche morphologische Wert der mono- und dikotylen Embryonen am besten erhellt.

Die Anlegung des Vegetationsgipfels an den monokotylen Embryonen beruht tatsächlich darauf, dass sich an dem Keimblatt ein Seitenhöcker für das erste Blatt bildet; dieses entwickelt bald darauf ein zweites, das letztere wieder weiter ein drittes Blatt usw. Hieraus ist also ersichtlich,

dass in der Jugend die Blätter mit ihren Basen so entstehen, wie dies von der Anaphytosentheorie theoretisch gelehrt wird. Erst später stabilisiert sich an der mono- und dikotylen Achse der terminale Vegetationsgipfel, welcher seitwärts die Blatthöcker abteilt.

Auch an den keimenden Embryonen der Dikotylen können wir manchmal gut sehen, wie sich in der ersten Jugend bloss ein Blatt aus dem anderen bildet und dass von einer Mittelachse noch keine Spur ist. Betrachten wir z. B. den keimenden Samen des *Nelumbium speciosum* (Taf. IV, 11). Zwischen zwei fleischigen Keimblättern wächst die junge Pflanze. Man sieht deutlich, dass der Teil *(o' — o'')* keine Achse, sondern Blattbasen der spreitentragenden Blätter (*l'*, *l''*) ist. Und auch der junge Höcker (*l'''*) verwandelt sich nicht in eine Achse, sondern in das dritte Blatt. An diesem Pflänzchen ist tatsächlich bisher nirgends auch nur eine Spur von einem Achsenhöcker! Erst später beginnen sich die Teile (*o'*, *o''*) stark zu verlängern und zu verstärkern, so dass sie die Form eines Rhizoms erhalten, an welchem die anders gestalteten Blattstiele sitzen. Es wäre interessant, die Entwicklung der Gefässbündel in den angedeuteten Teilen (*o'*, *o''*) in der ersten Jugend zu studieren, denn es hat den Anschein, dass hier die anatomische Differenzierung, welche dann die Achse kennzeichnet, erst später erkennbar wird.

Einen weiteren Beleg bieten die Rhizome der Farne, namentlich der grossblättrigen, wie wir schon auf Seite 182 auseinandergesetzt haben. Hier sehen wir genau, dass nur ein kleiner Teil der Blattbasis an der Bildung der gemeinschaftlichen Achse tätig ist und dass das Rhizom eigentlich nur aus lauter Blättern zusammengesetzt wird, welche bloss mit den Basen lose miteinander verbunden sind. Als einen prächtigen Beleg hiefür können wir die Entstehung der gegliederten Rhizome der Gattung *Botrychium* erwähnen (S. 186).

Als fernerer Beweis kann die Embryonalentwicklung vieler Farne, namentlich der Gattung *Ceratopteris*, angeführt werden, welche zuerst von Kny beobachtet worden ist. Ich selbst habe schon oben (S. 181) bezüglich dieses interessanten Farns bemerkt, dass aus dem Embryo sich ein Gebilde — Glied — entwickelt, welches sich uns in der oberen Partie als flaches Blatt und unten als Verlängerung der Wurzel darstellt. Erst später, vollkommen seitwärts, bildet sich ein unbedeutender Höcker, welcher zu einem Blattgliede aufwächst. Dieses bildet fortschreitend ein drittes Glied usw., so dass wir hier in einer überaus anschaulichen Weise verfolgen können, wie ein Glied aus dem anderen entsteht, wobei von einer gemeinschaftlichen Achse oder einem Kaulom noch gar keine Rede ist. Eine solche Achse gelangt erst recht spät zur Entwicklung, wenn bereits eine ganze Reihe von Blättern herangewachsen ist. Die *Ceratopteris* allein kann jedermann von der Richtigkeit der Anaphytosentheorie überzeugen. Die zahlreichen Fälle der terminalen Staubblätter und der wirklichen, grünen Terminalblätter infolge des Eingehens des Vegetationsgipfels am Stengel

(siehe die Terminalblätter) beweisen ebenfalls glänzend, dass das Blatt bloss ein Abschluss des Stengelgliedes ist.

Wenn an den Keimpflanzen von *Anagallis* und *Linaria Cymbalaria* der Keimblatteil abgeschnitten wird, so dass bloss der Hypokotylteil erübrigt, so wachsen nach den Beobachtungen Küsters (Beih. z. Bot. Centralbl. 1903) stets exogene Adventivknospen, welche aber ein einziges Blatt ohne Achsengipfel bilden; manchmal entsteht seitwärts an der Basis noch ein zweites Blatt, aber ebenfalls ohne Vegetationsgipfel. Dieselbe Beobachtung hat Goebel an den Hypokotylen von *Cyclamen* und Figdor an den Gattungen *Monophyllaea* und *Streptocarpus* gemacht.

Interessant sind auch Warmings Beobachtungen an dem Stengelwachstum einiger *Podostemonaceen*. Diesen Beobachtungen zufolge ist am Stengelende nirgends ein Vegetationsgipfel bemerkbar, denn der Stengel entsteht hier eigentlich durch die Verschmelzung der Blattbasen und das nächste Blatt entspringt deutlich an der Basis des vorangehenden Blattes. Infolgedessen orientiert sich dort, wo das Wachstum des Stengels aufhört, das letzte Blatt an demselben vollkommen terminal. Das ist auch der Grund, warum bei einigen Podostemonaceen die flachen Blattbasen zu einem flachen Laubblatte zusammenfliessen (Lophogyne arculifera), indem sie eine Art von Thallus bilden, welcher nur am Umfange in zwei Reihen in der Gestalt von Blattzipfeln ausgeschnitten ist, die sich von oben nach unten decken und getreu an manche Lebermoose erinnern. An diesen Fällen sehen wir also deutlich, dass die Blätter das erste Element der phanerogamen Pflanze sind und dass sich erst aus ihnen die Achsen bilden.

Als letzten Beleg für die Richtigkeit der Anaphytosentheorie führen wir die Entstehung des Sporogons bei den Laubmoosen an, dessen Entwicklung und Bedeutung ich bereits genügend auf Seite 89—98 beschrieben habe. Das Sporogon der Laubmoose ist ein wirkliches Glied nach der Anaphytosentheorie und zwar das erste Glied in der Reihe der phylogenetischen Entwicklung auf dem Wege von den Pteridophyten bis zu den Phanerogamen.

Wenn wir die Anaphytosentheorie nicht für die Phanerogamen akzeptieren wollten, so wissen wir nicht, wie der Thallus der Zellkryptogamen von der Achse der Phanerogamen unterschieden werden sollte. Die Gattung Sargassum wäre z. B. durch ihren Thallus jeder Phanerogame homolog.

Es kann also kein Zweifel bestehen, dass die Anaphytosentheorie richtig ist. Es ist nur notwendig, dass verschiedene Details bezüglich der Ansichten ihrer Verfechter näher untersucht und auf ihr wahres Mass zurückgeführt werden.

Gaudichaud und nach ihm viel später Čelakovský nehmen bezüglich derjenigen Phanerogamen, wo der Stengel nicht (nach dem Vorbild der Gramineen oder Umbelliferen) deutlich hintereinander gegliedert ist, sondern wo in dichter, spiraliger Reihenfolge (wie etwa an einem Fichtenzweige) ein Blatt nach dem anderen folgt, an, dass die

Achse aus mehreren verschmolzenen Blattbasen besteht. Es können also die Glieder im Stengel auch in grösserer Anzahl parallel vorhanden sein. Dafür sollen die herablaufenden Blattspuren an den Stengeln (Symphytum u. a.) oder die hervorstehenden Blattpolster bei der Fichte, Heidelbeere etc. sprechen. Einem jeden solchen Polster bei der Fichte entspricht angeblich der Ausschnitt, welcher von seinen Rändern zum Marke des Zweiges geführt wird (die mericyklischen Achsen).

Ich halte diese Theorie für verfehlt und überhaupt für überflüssig, denn auch in den, jenem bei der Fichte ähnlichen Fällen, handelt es sich eigentlich ganz um dasselbe, wie bei den Halmen der Gräser oder den Stengeln der Umbelliferen. Auch an dem Zweige der Fichte folgen die Blätter in aufsteigender Anordnung nacheinander, so dass jedes Blatt ober dem zunächststehenden letzten um eine gewisse Länge höher steht. Mit anderen Worten: auch hier hat jedes Blatt sein, durch die ganze Breite des Zweiges gehendes und Teile der Polster anderer Blätter enthaltendes, wenn auch sehr kurzes Glied. Dort, wo es grössere Divergenzen gibt, in denen die Blätter an der Achse gestellt sind und wo unterhalb der Blätter die Polster herablaufen, entspricht einem jeden Blatte nur ein so kurzes Achsenglied, dass dasselbe einem dünnen Plättchen ähnlich ist.

Dass bei Symphytum die Blattspuren herablaufen, sagt gar nichts, denn das Blatt beginnt dort, wo es inseriert ist. Das Herablaufen der Blattränder am Stengel verdankt seine Entstehung dem späteren, einheitlichen Wachstum des ganzen Stengels. In der Jugend entstanden aber die Blattpolster als Glieder eines aus dem anderen so, wie anderwärts nach den Regeln der Anaphytosentheorie.

Dass ferner die Blattpolster der Fichte als besondere Glieder markiert sind, hat seine Ursache darin, dass der Achsenteil unter der Narbe des abgefallenen Blattes aus der Oberfläche des Zweiges hervorragt und durch den Druck aller dieser ausgewölbten Teile eine Umrissfigur erhalten muss. Ob das Blattpolster bei der Fichte als Spur zum Blatte selbst gehört oder nicht, ist für die Anaphytosentheorie wiederum ohne Bedeutung, denn das Fichtenblatt beginnt dort, wo es inseriert ist und das zugehörige kurze Glied geht von der Insertion durch die ganze Breite des Zweiges nur bis zur Insertion des nächsten unteren Blattes.

Diese Anordnung der Blätter und Glieder legt Delpino am besten derart aus, dass wir uns ein Röhrchen denken müssen, in welches wir einmal kleine und das zweitemal grössere Teigkugeln hineinlegen. Wenn wir nun diese Kügelchen in der Röhre von oben zusammendrücken, so kommen, wie an dem Fichtenzweige, an der Oberfläche Konturen von verschiedener Gestalt und Grösse zustande, welche der Grösse der Kugeln entsprechen. Diese Darstellung ist auch die Grundlage der gesamten Phyllotaxis.

Čelakovský gelangt infolge seiner Voraussetzung allerdings weiter dazu, dass auch die zwei- und mehrblättrigen Quirle an den Stengeln sich

aus so vielen parallel verwachsenen und gleichlangen Gliedern zusammensetzen, als es Blätter im Quirl gibt. Delpino jedoch (und andere Autoren vor und nach ihm) nehmen an, dass auch in diesem Falle (Equisetum, Hippuris, Lamium u. a.) der Stengel bloss aus einer Reihe hintereinander folgender, einfacher Glieder zusammengesetzt sei, welche allerdings mehrere Blätter besitzen.

Dass die Ansicht Čelakovský's über die Bedeutung der Blattquirle unrichtig und Delpinos Erklärung richtig ist, beweisen uns nachstehende Umstände:

1. Die Wesenheit der Anaphytosentheorie über die Gliederung selbst setzt voraus, dass ein Glied aus einem anderen Gliede nur dadurch entsteht, dass sich von diesem ein neues, höher stehendes Glied abtrennt. Wenn es sich als erhöhtes Glied nicht absondert, so fliesst es mit dem Muttergliede zusammen — oder mit anderen Worten gesagt: es gibt dann kein neues Glied. Wenn also zwei Blätter vollkommen gegenständig oder mehrere Blätter in einer Ebene gestellt sind, so kann überhaupt nicht von mehreren Gliedern, sondern lediglich von einem einzigen, mehrblättrigen die Rede sein.

2. Wir haben schon oben bemerkt, dass sowohl der monokotyle als auch der dikotyle Embryo ein einheitliches, erstes Glied ist. Sowohl der mono- als auch der dikotyle Embryo ist ein einfaches Glied, weil die zwei oder mehreren Keimblätter nur infolge der terminalen Stellung des Vegetationspunktes entstanden sind. Es sind übrigens Fälle bekannt (siehe S. 299), wo auch bei den Dikotylen nur ein einziges Keimblatt zur Entwicklung gelangt. Abnorme Fälle, wo anstatt zweier Keimblätter 3 vorkommen und nur eines der Keimblätter sich allmählich in zwei Teile teilt, sind sehr häufig. *Coffea arabica* keimt nicht selten mit 4 Keimblättern, statt mit zweien. Die gemeine Weisstanne hat in der Jugend einen ganzen Quirl grüner Keimblätter. Es kommt aber häufig vor, dass sich dieses oder jenes dieser Keimblätter allmählich in zwei neue zerteilt. Auch wird gewiss niemand behaupten wollen, dass im Embryo bereits drei Glieder vorhanden waren, als bei einem der beiden Keimblätter eine Zweiteilung stattfand. Und wenn es sich bis zur Basis teilte, so hat sich dieser Zustand gewiss auch in dem hypokotylen Teile dadurch nicht verändert. Gewissermassen einen Gegensatz zu der abnormen Teilung der Keimblätter bei den Dikotylen ist die Zusammenfliessung zweier normaler Keimblätter in ein einziges, was uns die Fig. 196 *A* veranschaulicht und was auch Vries eingehend behandelt. Manchmal verschmelzen beide Keimblätter in ein einziges derart, dass wir in jeder Beziehung den Fall einer monokotylen Pflanze vor uns haben (siehe z. B. Paris, Fig. 206), bei welcher an der Blattstielbasis in der Scheide eine, die Blätter anfangs in derselben Weise, wie bei den Monokotylen entwickelnde Knospe sitzt. Tatsächlich entstand hier aus einer dikotylen Pflanze eine monokotyle. Mitunter wird doch wohl niemand bestreiten, dass der monokotyle Embryo

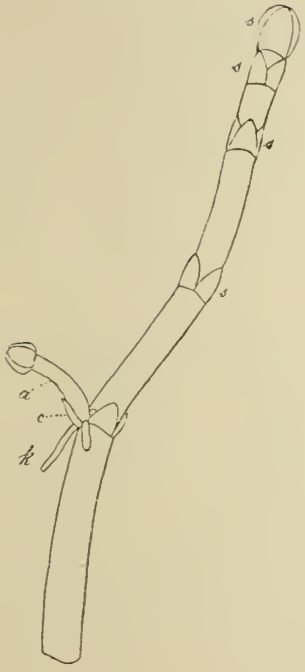


Fig. 355. Unterirdisches Rhizom von **Hippuris vulgaris**, mit 4zähligen Schuppenquirlen(s), a) Seitenzweig aus der Schuppenachsel (c), k) Adventivwurzeln. (Orig.)

Fig. 356. Steriler Spross von **Vinca minor** mit abnormer Blattstellung. (Original.)

mit seinem Keimblatt ein einheitliches Gebilde ist, wie schon oben (S. 281) dargelegt worden ist. Dieser Umstand bestätigt also ebenfalls, dass der dikotyle Embryo (oder die dikotyle Keimpflanze) ohne Plumula ein einheitliches und nicht ein, aus zweien zusammengesetztes Glied ist. Bei der Gattung *Cupressus* keimen einige Arten mit zwei, andere mit 3—4 Keimblättern, ja bei einer und derselben Art (*C. Coruyana*, Knght) kommen abwechselnd 2 4 Keimblätter vor, wobei allerdings das Hypokotyl und die übrigen Verhältnisse sich gleich bleiben. Bei *C. flagelliformis* sind 2 Keimblätter vorhanden, welchen 2 gegenständige Blätter und sodann 4 Quirlblätter nachfolgen. Etwas ähnliches sehen wir bei der Gattung *Juniperus* (Fig. 183).

Dass bei den *Labiaten* allgemein abwechselnde Blattpaare vorkommen, ist bekannt. Aber es gibt Gattungen (*Hemigenia*, *Microcorys*, *Westringia*, *Dysophylla*), welche Arten mit regelmässigen 3 8zähligen Blattquirlen enthalten. Bei der Art *Colebrookia oppositifolia* kommen nach Briquet regelmässig und bei anderen Gattungen abnorm hie und da statt zweien auch mehrere Quirlblätter zum Vorschein. Hieraus ist zu ersehen, dass wir hier dieselbe Erscheinung, wie bei den di- und polykotylen Keimpflanzen vor uns haben. In abnormer Weise findet auch bei den

Blättern der *Lonicera* und *Weigelia* eine Zweiteilung statt (Čelakovský, Klein). Eine besonders bemerkenswerte Blattstellung findet man in dieser Beziehung bei *Achimenes longiflora*. Hier kommen an einer und derselben Achse 2—4zählige Quirle vor. Dort aber, wo der zweiblättrige Quirl in einen dreiblättrigen oder der dreiblättrige in einen vierblättrigen übergeht, ist ein Blatt bis zum Stiel geteilt; in dem nachfolgenden Quirl dagegen befinden sich schon statt des geteilten Blattes zwei Blätter. Hier sehen wir also am anschaulichsten, dass die mehrzähligen Quirle durch Teilung der Blätter und keineswegs durch Teilung oder Vermehrung der Anaphyten entstehen.

Dasselbe gilt von jenen Quirlen, welche ursprünglich gering an Zahl waren und durch Teilung der Blätter sich in vielzählige verwandelt haben. Das keimende *Equisetum* zeigt nur drei, die Rhizome von *Hippuris* zeigen nur vier Blätter im Quirl (Fig. 355). Bei beiden erfolgt aber durch allmähliche Teilung an dem oberirdischen Stengel eine Vermehrung dieser Blätter in eine grosse Anzahl gleichgestalteter und selbständiger Blätter. Auch hier sehen wir, dass sich einige Blätter nur bis zur Hälfte teilen. Es muss nicht befremden, dass die geteilten Blätter als selbständige Blätter erscheinen oder dass sie in der Achsel Knospen tragen. Die dedoublierten Staubgefässe sind ebenfalls den nicht dedoublierten Staubgefässen gleich. Es ist sonderbar, dass Čelakovský selbst die Teilung der Blätter von *Lonicera Periclymenum* (hier auch einschlägige Literatur) beschreibt, dass er sogar selbst bestätigt, dass die geteilten Blatthälften einander und auch dem ungeteilten Blatte gleich sind und dass jede Hälfte ihre Achselknospe trägt — trotzdem gelangt er aber zum entgegengesetzten Schlusse, dass dabei auch die Teilung des ganzen Stengelgliedes vorauszusetzen sei.

3. Einen überaus schönen Beleg dafür, dass die gegenständigen und wirteligen Blätter einem einzigen Gliede entsprechen, bieten uns die abnormen Fälle, wo auf den Stengeln oder Ästen mit gegenständigen Blättern plötzlich abwechselnde Blätter erscheinen. Solcher Fälle beschreibt Delpino (l. c.) eine ganze Reihe und ich selbst hatte mehrmals Gelegenheit, an verschiedenen Beispielen dasselbe zu beobachten. Die beigefügte Abbildung der *Vinca minor* kann die Sache am besten klarlegen (Fig. 356). In einem solchen Falle sehen wir nämlich, dass das abwechselnde Blatt, welches dem gegenständigen Blattpaare am nächsten steht, sich in zwei gleiche Hälften teilt und somit die Neigung offenbart, sich in zwei gleiche gegenständige Blätter umzuwandeln. Demzufolge entspricht nun jedes Blattpaar einem einfachen, abwechselnden Blatte. Die Stengelglieder unter den Blattpaaren sind in jeder Beziehung gleich entwickelt, wie unter den einfachen, abwechselnden Blättern.

4. Zahlreiche Umstände beweisen es, dass es nicht massgebend ist, ob ein Blatt vermittels einer breiten oder schmalen Insertion dem Stengel ansitzt und hiemit verschieden geformtes Blattpolster bildet, ein Blatt kann

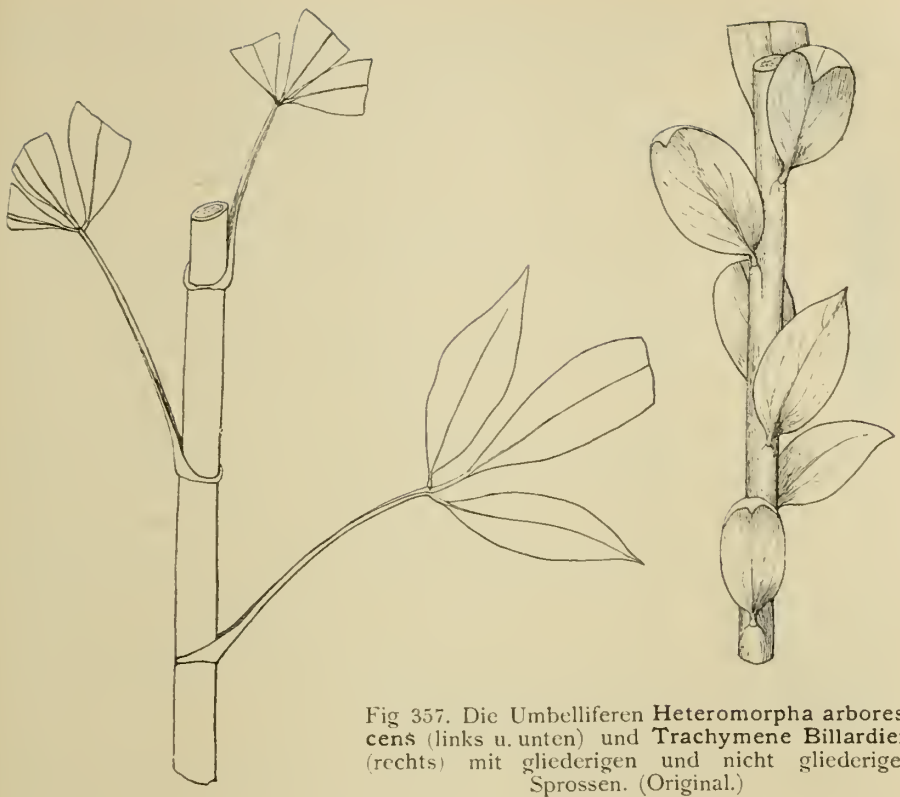


Fig 357. Die Umbelliferen **Heteromorpha arborescens** (links u. unten) und **Trachymene Billardieri** (rechts) mit gliederigen und nicht gliederigen Sprossen. (Original.)

ja auf mannigfaltige Art und Weise aus der Achse hervortreten, in jedem Falle entspricht ihm aber ein den ganzen Durchmesser der Achse ausfüllendes Glied.

Dort, wo die Blattinsertion (Scheiden usw.) mit ihrem ganzen Umfange die Achse umfasst (Gramineae, Cyperaceae, Umbelliferae, Polygonaceae u. a.), ist es wohl zweifellos, dass die Achse aus, den Blättern angehörigen Gliedern zusammengesetzt ist. Die Blätter der Umbelliferen haben eine breite, mit ihrem ganzen Umfange umfassende Scheide, aus welcher am Ende ein solider, dünner Stiel hervorwächst. Stellen wir uns nun vor, dass sich die Scheide so verkürzt, dass der dünne, solide Stiel selbst aus der Achse hervortreten wird und dass an den Seiten desselben Spuren herablaufen werden, so

Fig. 358. **Thamnochortus spicigerus** R. Br. D. Schuppenblatt (a) umfasst spiralig den Stengel (o). (Original.)

erhalten wir das Bild der keilartigen Zusammensetzung des Kauloms, obwohl hier die Achse aus den Delpinischen Gliedern entstanden ist.

Was hier oben theoretisch dargelegt wurde, kommt tatsächlich bei einigen Umbelliferen vor, die ein strauchiges Wachstum zeigen. Die Blätter der *Heteromorpha arborescens* Ch. Schl. haben z. B. an demselben Zweige eine niedrige, mit ihrem ganzen Umfange umfassende Scheide, je höher wir aber am Zweige hinaufgehen, desto mehr verlieren sich die verbindenden Scheidenränder, bis endlich die Blätter mit schmalen Stielen vermittels einer erweiterten Basis ansitzen, beiderseits am Stengel herablaufen und hiedurch den Stengelausschnitt nach der Lehre Gaudichauds bilden (Fig. 357). Die Art *Trachymene Billardieri* F. M. trägt an runden, holzigen Zweigen einfache, elliptische, nur durch eine schmale, dünne Stielbasis ansitzende Blätter. Hier gibt es demnach keine umfassenden Scheiden und wir müssten hier notwendig die Keiltheorie annehmen, was mit Rücksicht auf den vorhergehenden Fall und auf die Stengelgliederung der übrigen Umbelliferen wohl unmöglich ist.

Übrigens bieten uns auch die Arten der Gattung *Bupleurum* alle Übergänge zwischen den mit ihrem ganzen Umfange den Stengel umfassenden und den nur durch schmale Stiele dem Stengel ansitzenden Blättern. Das *B. fruticosum* L. (südeuropäische, strauchige Art) besitzt z. B. scheidenlose, schmalgestielte Blätter, während das *B. Barceloi* Coss. (gleichfalls südeuropäische, aber halbstrauchige Art) besitzt zwar an der Basis umfassende Blätter, die Ränder der Insertion laufen jedoch an der anderen Seite des Stengels allmählich herab und verschwinden sodann gänzlich. An dieser Art sehen wir gut, dass auch Stengel, deren Blätter vermittels schmaler Insertion ansitzen, gegliedert sind.*) Auch die Gattungen *Hibbertia* (Dilleniac.) und *Epacris* enthalten Blattformen, welche bald mit ihrem ganzen Umfange, bald mit schmaler Basis den Stengel umfassen. Bei einigen Arten der Gattung *Vitis*, *Leea* und deren Verwandten weisen zwar die Blätter dünne, nicht scheidige Stiele auf, der Stiel umfasst jedoch mit erweiterter Basis den Stengel, so dass die Gliederung wiederum deutlich hervortritt.

5. In einigen Familien (Gramineae, Juncaceae, Restionaceae) kommen auch solche Arten vor, deren Blätter nicht bloss vermittels eines Umfanges, sondern durch $1^1/_2$—2 Umfänge den Stengel umfassen. Schön sehen wir es an einigen Arten der G. *Restio* (Fig. 358) oder auch an den Blattscheiden des gemeinen *Juncus communis*. Wenn wir die Keiltheorie an-

*) Es gibt aber noch zahlreiche andere Umbelliferen, deren Blätter den Stengel mit ihrem ganzen Umfange nicht umfassen.

nehmen sollten, wie vermöchten wir diese Fälle zu erklären? Wir können ja doch nicht annehmen, dass hier die Stengelglieder aus einer Platte bestehen, die sich in einen Zylinder spiralig zusammenrollt.

6. Wenn wir endlich die Keiltheorie annehmen, so wird es schliesslich unbegreiflich, wie sich bei grösseren Divergenzen ein Blatt aus dem vorhergehenden entwickeln kann, wenn sich beide als Keilausschnitte in der mathematischen Linie berühren. Ebenso wäre es schwerlich aufzuklären, warum die Blattpolster einiger Koniferen (Actinostrobus, Larix) auseinandertreten, so dass endlich die nackte Achse zum Vorschein kommt.

Wir müssen endlich noch von einer Theorie Erwähnung machen, welche sich bemüht, die Zusammensetzung der Kaulome zu erklären. Es ist dies die sogenannte Perikaulomtheorie, welche Hofmeister gegründet hat, zu welcher sich auch Nägeli neigte und welche neulich in den Arbeiten Potoniés wieder aufgelebt ist. Diese Theorie ist hauptsächlich aus den Beobachtungen an den Gattungen *Chara* und *Equisetum* hervorgegangen und später auch auf andere Arten, wie *Lycopodium*, *Psilotum*, *Lepidodendron*, *Picea* u. s. w. übertragen worden, wo es auffallend ist, dass die mittlere Stengelpartie ein homogenes Gewebe, während die Hülle oder Rinde die Blattpolster bilden.

Diese Lehre ist gewissermassen eine Verbindung des Standpunkts Alex. Brauns und der Anaphytosentheorie, weil sie zwar ebenfalls die Gliederung aus den Blattbasen annimmt, ohne dass jedoch diese Gliederung bis zur Mitte des Kauloms reichen würde, wo sich ein zusammenhängender Kaulomkörper als selbständiges Organ hinzieht.

Diese Theorie ist eine blosse, unerwiesene Phantasie. Sie hat zwar Nachweise für die Zusammensetzung der Kaulomhüllschicht und zwar aus derselben richtigen Quelle wie die Anaphytosentheorie, wie sie aber die Existenz eines einheitlichen, ganzen Mittelzylinders im Kaulome zu beweisen vermöchte, darüber finde ich bei den Verfechtern dieser Theorie nirgends etwas Klares. Die Existenz dieses mediären Kaulomzylinders setzt bloss ein anatomisches Vorurteil voraus, welches, ein einheitliches System von mittleren Gefässbündeln und einen Vegetationsgipfel erblickend, hier sofort ein einheitliches, morphologisches Organ annimmt. Dass diese Argumentation unrichtig ist, habe ich bereits in der Einleitung zu diesem Werke, wo ich die Bedeutungslosigkeit der Anatomie für die Morphologie hervorgehoben habe, dargelegt. Der anatomische Zusammenhang und die Einheitlichkeit der Mittelachse in den erwachsenen Stämmen und Stengeln, sowie auch der endständige Vegetationsgipfel der Achse sind sekundäre Zustände.

Die Perikaulomtheorie vermag weder die Entstehung des Gliedes im Embryonalstadium, noch die Gliederung des Halmes der Gräser und der Umbelliferenstengel, noch endlich die terminalen Blätter und Staubblätter zu erklären. Und wenn sie dies nicht vermag, so ist ihre Unzulässigkeit klar, denn die morphologischen Regeln müssen jeden Fall unumstösslich

Fig. 359. **Actinostrobus acuminatus.** Die Blattpolster treten an älteren Zweigen auseinander. (Original.)

zu erläutern imstande sein. Den besten Beleg für die Unmöglichkeit dieser Theorie bietet die Keimung der Phanerogamen, wo durchweg von irgend einer Mittelachse und einem Hüllzylinder gar keine Rede sein kann. Weitere zahlreiche Belege hiefür siehe im Kapitel über die Keimung.

Von der Unrichtigkeit der Perikaulomtheorie kann sich jedermann leicht überzeugen, wenn er die jungen Zweige vieler Koniferen und anderer Dikotylen beobachtet, wo unterhalb der Blätter die hervorstehenden Blattpolster herablaufen und wenn er sie mit den alten Zweigen vergleicht, wo durch die Tätigkeit des Kambialrings und des Rindengewebes der Zweig sich bedeutend zu verdicken beginnt. Sehen wir uns dies bei *Actinostrobus acuminatus* Parl. (Fig. 359) an. Hier berühren sich die Blattpolster an den jungen Zweigen so knapp, dass sie die ganze Oberfläche des Zweiges bedecken. Aber im älteren Stadium schieben sich durch die Verdickung des Zweiges die Blattpolster von einander und zwischen denselben erscheint dann die, von der Rindenschicht gedeckte glatte Oberfläche des Zweiges. In diesem älteren Stadium würden also die nackten Stellen dem mittleren Kaulom und die mit Blattpolstern bedeckten Stellen dem zerrissenen äusseren Zylinder angehören. Dadurch würde allerdings der Unterschied zwischen dem Kaulom und Perikaulom verschwinden. — Auch an der gemeinen Lärche (Larix europaea) können wir diese Sache verfolgen.

Wenn wir alle Lehren über die Zusammensetzung der Kaulome überblicken, so sehen wir, dass wir im wesentlichen drei Ansichten haben:

1. Der Stengel und das Blatt sind von einander überhaupt differenzierte Organe (A. Braun).

2. Der Stengel besteht aus Gliedern, welche von den Blattbasen gebildet werden (Göthe, Schultz).

3. Der Stengel besteht aus einem einheitlichen Mittelzylinder und aus der, durch die Blattbasen hervorgebrachten Rinde (Hofmeister).

Die Gliederung der Phanerogamen darf nicht identifiziert werden mit dem beblätterten Stämmchen der Laubmoose, wie dies Čelakovský (Gliederung d. Kaul.) tut. Bei den Phanerogamen und Farnen bringt ein Anaphyt als Ganzes (Sporogon der Moose) den anderen hervor; es sind hier also aufeinanderfolgende Generationen vorhanden, während bei den Laubmoosen bloss eine regelmässige Zellsegmentierung vorliegt, welche durch die regelmässige Tätigkeit der Terminalzelle bewirkt wird. Die

Blätter der Laubmoose sind bloss ein Bestandteil des Thallus (siehe die Lebermoose) und dieser ist doch weder dem Sporogon, noch dem Blatte der Phanerogamen, noch dem aus Anaphyten zusammengesetzten Kaulom gleich.

C 2. Die Phyllotaxis.

Die Blätter oder ihre Umwandlungen (Schuppen, Dornen etc.) befinden sich an den Achsen in regelmässigen Entfernungen voneinander, welche sich durch mathematische Gesetze genau bestimmen lassen. Dieser Gesetzmässigkeit der Blattstellung haben Alex. Braun und C. Schimper zuerst ihre Aufmerksamkeit gewidmet, als sie im J. 1835 eine ganze eigene Theorie über diesen Gegenstand veröffentlichten. Fast gleichzeitig sind die französischen Botaniker, Gebrüder L. und A. Bravais mit einer ähnlichen Theorie vor die Öffentlichkeit getreten, welche sich von der vorerwähnten nur dadurch unterschied, dass sie ausser der orthostichischen Blattstellung auch eine schiefe, d. h. eine solche Anordnung annahmen, wo ein Blatt niemals über dem anderen steht und die Divergenz durch den Grenzwert 137° 30' 28" ausgedrückt ist.

Die Blätter an den Achsen entwickeln sich allgemein in akropetaler Ordnung; gegen den Gipfel zu sind die Blätter nämlich immer jünger und jünger. Wenn wir nun von irgend einem Blatte an der Achse aus- und zu dem nachfolgenden jüngeren, dann von diesem wieder zu dem jüngeren usf. weitergehen, so gelangen wir schliesslich zu einem, welches senkrecht ober dem ersten steht, von dem wir ausgegangen sind. Auf diesem Wege haben wir die Achse spiralig m fach umgangen und hiebei n Blätter derart gezählt, dass das $n + 1$ Blatt ober dem ersten steht. Hierauf finden wir, wenn wir in der spiralen Wanderung um die Achse fortfahren, dass das weiter folgende, oberhalb des ersten Blattes senkrecht stehende Blatt das $2n + 1$ usw. ist. So erhalten wir eine vertikale Reihe ober einander stehender Blätter (eine sogenannte Orthostiche)

$$1,\ n + 1,\ 2n + 1,\ 3n + 1,\ 4n + 1 \ldots .$$

Die Blattstellung in einem solchen Falle wird durch den Bruch $\frac{m}{n}$ ausgedrückt. Dieser Bruch bezeichnet ausserdem den Winkel, in welchem ein Blatt von dem nachfolgenden an dem Achsenumfang (360°) weggeneigt ist. Wenn es z. B. $^2/_5$ ist, so bedeutet dies, dass ein Blatt von dem anderen zunächstfolgenden um $^2/_5$ des ganzen Umfanges (360°) absteht. Diese Neigung wird Divergenz genannt.

Durch Vergleichung an verschiedenen Pflanzenarten wurde gefunden, dass die häufigsten Divergenzen folgende sind:

$$^1/_2,\ ^1/_3,\ ^2/_5,\ ^3/_8,\ ^5/_{13},\ ^8/_{21},\ ^{13}/_{34} \ldots .$$

Wir ersehen hieraus, dass man durch die Addierung der Zähler und Nenner zweier zunächststehender Divergenzen die folgenden Divergenzen erhält, wobei diese Brüche die fortlaufenden Werte eines Kettenbruches sind:

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots\ldots}}}$$

Die arithmetische Beziehung dieser Werte ist dann folgende:

$$^1/_2 > {}^1/_3 < {}^2/_5 > {}^3/_8 < {}^5/_{13} > {}^8/_{21} < {}^{13}/_{34} > \ldots\ldots$$

d. h., die bezeichneten Divergenzen nähern sich dem Grenzwerte des Winkels von 137° 30' 28".

Seltener gibt es Divergenzreihen mit anderen Zahlenverhältnissen u. zw.:

$$^1/_3,\ {}^1/_4,\ {}^2/_7,\ {}^3/_{11},\ {}^5/_{18} \ldots\ldots$$
$$^1/_4,\ {}^1/_5,\ {}^2/_9,\ {}^3/_{14},\ {}^5/_{23} \ldots\ldots$$
$$^1/_5,\ {}^1/_6,\ {}^2/_{11},\ {}^3/_{17},\ {}^5/_{28} \ldots\ldots$$

Am häufigsten finden wir an verschiedenen Pflanzen die Anordnung der Blätter nach der ersten Reihe ($^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$ . . . . . .); am seltensten u. zw. fast gewissermassen ausnahmsweise, nach der vierten Reihe. So pflegen die Blätter an den Zweigen von *Salix viminalis* nach $^1/_6$ gestellt zu sein. Nach $^1/_2$ sind die zweireihigen Blätter überaus zahlreicher Monokotylen *(Clivia, Aloë* u. a.) oder die Blätter an den horizontalen Zweigen der Bäume *(Ulmus* usw.) angeordnet. Nach $^1/_3$ sind die Blätter der Gattungen von *Carex* und *Scirpus* oder die Blätter an den Zweigen von *Alnus incana;* nach $^2/_5$ die Blätter an der Mehrzahl unserer und ausländischer Bäume und Sträucher *(Prunus, Rosa* u. a.) sowie an Krautpflanzen, nach $^3/_8$ bei *Dracaena fragrans*, nach $^5/_{13}$ die Blätter der grundständigen Rosetten der Gattung *Verbascum* und von *Saxifraga Aizoon*, die Blätter *Cheiranthus Cheiri*, der Palme *Latania borbonica*, die Nadelblätter an den Zweigen von *Picea*, *Abies* und die Schuppen an den Zapfen von *Pinus Strobus*, nach $^8/_{21}$ die Schuppen der Fichten- und Tannenzapfen, die Blätter an den Zweigen der *Araucaria imbricata*, nach $^{13}/_{34}$ die Schuppen an den Zapfen von *Pinus Laricio*, nach $^{21}/_{35}$ die Nadelblätter an den Jahrestrieben der Fichten und Tannen, nach $^{55}/_{144}$ die Blüten in den Blütenköpfen der Sonnenblume und die Blätter an den Stämmen von *Cycas revoluta* angereiht.

Nach $^1/_4$ in der dritten Reihe finden wir die Schuppen an den Ährchen von *Restio erectus*, nach $^2/_7$ die Blätter von *Melaleuca ericaefolia* und die Deckspelzen in den weiblichen Ährchen der Segge *Carex vesicaria*, nach $^3/_{11}$ und $^5/_{18}$ die Blätter des *Sedum reflexum*, nach $^1/_5$ in der vierten Reihe die Blätter der Gattung *Costus*, nach $^2/_9$ die Blätter der *Dracaena reflexa* und des *Lycopodium Selago* angeordnet.

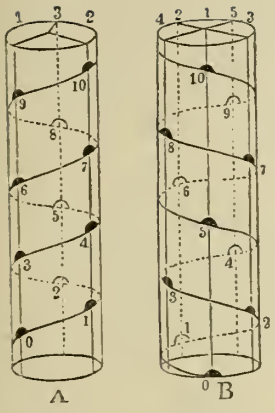


Fig. 360. Spiralige Blattstellung an der Achse, A) nach $^1/_3$, B) nach $^2/_5$. (Frank, Lehrb.)

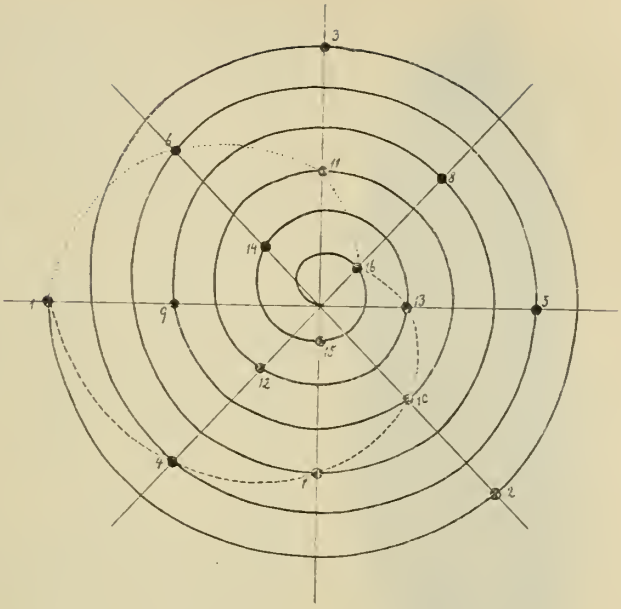


Fig. 361. Blattstellung nach $^3/_8$ in Projektion dargestellt. Original.)

Weil die Blätter in den angedeuteten Divergenzen an der Achse in akropetaler Ordnung entstehen, so heisst die Linie, welche die nacheinander folgenden Blätter verbindet, die genetische Spirale. Eine solche Spirale sehen wir an den Zylindern der Fig. 360 und zwar für die Divergenzen $^1/_3$ und $^2/_5$ veranschaulicht. Wenn wir uns den dargestellten Zylinder mit $^2/_5$ oder $^3/_8$ Divergenz nach oben hin verschmälert (also einen Kegel, wie die Achsen der Pflanzen ja gewöhnlich einen solchen darbieten) und die Spirale an demselben in der Projektion (in der horizontalen Ebene) vorstellen, so erhalten wir nach der Divergenz $^3/_8$ das Bild (Fig. 361).

Auf dieser Abbildung (Fig. 361) nach $^3/_8$ bedeuten die fortlaufenden Zahlen 1, 2, 3 . . . die genetische Spirale. Wir können aber auch von der Zahl 1 ausgehend zur Zahl 4, 7, 10 usw. gelangen. Diese Linie heisst die Parastiche und sehen wir hier, dass die in dieser Linie hintereinander folgenden Zahlen die Differenz von 3 haben. Wenn wir der Parastiche 1, 6, 11 . . . folgen, so sehen wir, dass die Differenz hier 5 beträgt. In dieser Beziehung gilt die Regel: So viel als es paralleler Parastichen gibt, so gross ist die Differenz zwischen den, in diesen Parastichen nacheinander folgenden Zahlen. So sind an unserem Beispiele (Fig. 361) neben der Parastische 1, 4, 7 . . . noch zwei parallele Parastichen 2, 5, 8 . . ., 3, 6, 9 . . ., welche alle die Differenz 3 haben.

In den Fällen, wo die Divergenz im Zähler und Nenner eine kleine Zahl hat (z. B. $^2/_5$), können wir an jeder Achse sehr leicht zählen, wie viele Blätter sich zwischen dem ersten und dem nächsten, über ihm senkrecht stehenden Blatte befinden und dadurch können wir auch das Divergenz-

Fig. 362. Zapfen von **Picea excelsa**, mit angedeuteten Parastichen. (Original.)

verhältnis leicht bestimmen. Das Gleiche gilt allerdings auch bezüglich der Orthostichen. Es ist nämlich das ober dem ersten senkrecht stehende Blatt immer das $n + 1$, wenn wir in der Spirale das erste Blatt mitzählen. Oder: die Differenz in der Orthostiche ist gleich dem Nenner im Divergenzbruche.

Schwieriger schon ist die Bestimmung der Divergenz, wo im Zähler und Nenner grosse Zahlen sind, oder, anders gesagt, wo die Blätter an der Achse allzu dicht hintereinanderfolgen (so z. B. bei den Zapfenschuppen der Koniferen, bei den Blüten verschiedener Köpfchen usw.). In allen diesen Fällen aber treten immer die parallelen Parastichen deutlich hervor und lässt sich ihre Summe praktisch leicht bestimmen. Und mit Hilfe dieser Parastichen, auf Grund der oben hervorgehobenen Differenzregel können wir die nächste, senkrechte Schuppe in der Orthostiche leicht ausrechnen.

Das bildlich dargestellte Beispiel an dem Fichtenzapfen (Fig. 362) wird uns die Sache am besten verdeutlichen. Der parallelen Parastichen mit den Zahlen 1, 9, 17, 25 gibt es 8 (sie sind am Zapfen leicht zu zählen). Von den parallelen Parastichen 1, 6, 11 sind 5 vorhanden. Die Parastiche 1, 6 11 kreuzt sich mit der Parastiche 6, 14, 22, 30 . . . Wir bezeichnen uns also z. B. die Schuppe 1 und können leicht, nach dem blossen Anblick, die nächste, senkrecht ober derselben stehende Schuppe feststellen. Um zu dieser senkrechten Schuppe zu gelangen, verfolgen wir vorerst die Parastiche 1, 6, weiterhin aber die Parastiche 6, 14, 22, 30, in welcher ebenfalls die senkrechte Schuppe steht, welche also die Nummer 22 enthält. Nun 22—1=21; es ist sonach hier die Divergenz $^8/_{21}$.

Es ist gewissermassen eine normale Erscheinung, dass bei abwechselnder Blattstellung das zweite Blatt niemals ober dem ersten steht (es handelt sich da also um die Stellung $^0/_1$). Aber auch hier haben wir dennoch einige Abweichungen, welche allerdings sehr selten sind. Solche Blätter heissen superponiert. Nach Eichler (Blütendiagr. II) trägt z. B. *Nelumbium speciosum* an dem verlängerten Rhizom in regelmässigen Abständen immer eine Gruppe von 3 Blättern, welche eine zweireihige Stellung zeigen, von denen die ersten zwei Niederblätter sind, während das dritte ein Laubblatt mit breiter Spreite vorstellt. Das erste Niederblatt gelangt an der Bauchseite des Rhizoms, das zweite dagegen an der Oberseite und oberhalb desselben direkt das Spreitenblatt zum Vorschein. Aus

der Achsel des zweiten Niederblattes kommt die Blüte hervor, während aus der Achsel des Laubblattes ein steriler Zweig herauswächst, welcher die ersten zwei, abermals superponierten Blätter trägt und zwar an der, dem Rhizom zugewendeten Seite.

Ein anderes Beispiel hat man an einigen Weidenarten (*Salix*). So trägt *Salix purpurea* (Fig. 363) in den Achseln der abgefallenen Blätter Winterknospen, welche in zwei lederartige und vorn zusammengewachsene Querschuppen (α, β) eingehüllt sind. Wenn im Frühjahr (falls wir im Sommer einen Zweig abschneiden, auch manchmal schon im Sommer) aus einer solchen Knospe ein Seitenzweig (*o'*) auswächst, so stehen an demselben stets die ersten zwei gegenständigen Blätter (*l*) direkt ober den Schuppen α, β. Ein hübsches Beispiel findet man auch an dem gemeinen Strauch *Berberis vulgaris* (Fig. 363), wo in den Achseln der Blätter oder der in Blätter verwandelten Dornen (L) Blattbüschel stehen, deren erste Blätter transversal zur Mediane orientiert sind (*1*, *2*); aber unterhalb derselben befinden sich auch transversale Schuppen (α, β). Es sind also die beiden erwähnten Blätter diesen letzteren vollständig superponiert.

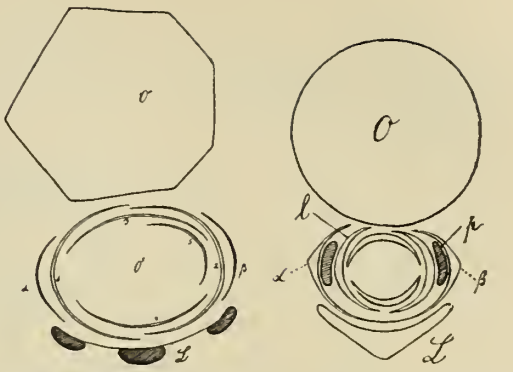


Fig. 363. Superponierte Blätter von **Salix purpurea** (rechts) und von **Berberis vulgaris** (links). (Original.)

Bei den Monokotylen werden von den Autoren mehrere Beispiele superponierter Blätter angeführt. So verzeichnet in dieser Beziehung Irmisch die Gattungen *Tofieldia* und *Colchicum*, Engler die Gattung *Calla* und die Art *Raphidophora pertusa*, Eichler *Stenotaphrum glabrum*. Ich selbst habe schon im Jahre 1885 einen ähnlichen Fall bei der Gattung *Smilax* (Fig. 364) beschrieben. Hier trägt nämlich der Seitenzweig 2—3 Schuppen (a, b, c), von denen die ersten 2 adossiert (der Achse zugewendet) und superponiert sind. Die folgenden Blätter sind dann nach $^1/_2$ gestellt. Manchmal geschieht es aber, dass die zweite Schuppe (*b*) transversal steht und dass dann die weiteren Blätter in derselben Stellung abwechseln.

Von der wechselständigen oder Spiralstellung der Blätter muss die Quirlstellung (folia verticillata) unterschieden werden. Zahlreiche Gattungen, namentlich unter den Dikotylen, tragen nämlich die Blätter in verschiedener Anzahl am Stengel in einer Ebene und in gleicher Entfernung voneinander gruppiert (mit gleicher Divergenz). Der einfachste Fall ist der zweiblättrige Quirl oder die gegenständigen Blätter, wie wir dieselben bei den *Labiaten*, *Oleaceen* u. a. sehen. Dreizählige Quirle besitzt z. B. *Lysimachia vulgaris*, *Petesia ternifolia* Bg., *Impatiens Roylei*, *Bouvardia triphylla* Slsb., *Eriostemon salicifolium*, *Nerium*, *Pycnostachys reticulata* (Labiatae!), *Elodea*

Fig. 364. **Smilax indica.** 1) Stengelpartie, mit den superponierten Schuppen (a, b) an dem Seitenzweige, d) Laubblatt mit Ranken, e) Stützblatt; 2) Durchschnitt durch die Achselknospe; 3) hiezu Diagramme. (Nach Velen.)

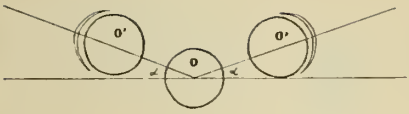
canadensis, *Juniperus communis*, vierblättrige: *Alyxia ruscifolia*, *Rauwolfia*,*) einige *Hyperica*, *Westringia rosmariniformis* Sm. (Labiatae!), mehrzählige: Arten der Gattung *Casuarina*, *Equisetum*, *Hippuris*, *Platytheca*, *Bouvardia*, *Gonioma Kamassi*, *Alstonia scholaris*, *Aldrovandia*, *Asclepias verticillata*, *Adina lasiantha* K. Sch., einige Arten von *Veronica* u. a.

Sehr häufig geschieht es, dass an einer und derselben Pflanze gegenständige Blätter mit dreizähligen Quirlen abwechseln (so bei den Gattungen Acer, Fuchsia, Lonicera, bei Valeriana officinalis u. a.).

Die Quirle wechseln an der Achse immer ab; weil es aber gewöhnlich geschieht, dass die Insertionen der benachbarten Blattstiele sich berühren und dass von der Kontaktstelle eine Spur oder Kante herabläuft und weil auch von dem Rücken der Insertion ein solches Herablaufen der Kante stattfindet, so entsteht dadurch die Kantigkeit des Stengels. Bei den *Labiaten* z. B. ist der Stengel vierkantig infolge des Herablaufens der Insertionsspuren, welche sich nicht berühren. Bei *Viburnum Opulus* ist der Stengel infolge des Herablaufens der Rückenkante und der sich nicht berührenden Insertionsspuren sechskantig (siehe Fig. 365). Dasselbe ist der Fall bei *Peristrophe cernua* Es. Der Stengel der schon genannten *Impatiens Roylei* ist sechskantig u. s. w.**)

*) *Rauwolfia heterophylla* R. S. (Westindien) besitzt die Blätter in 4zähligen Quirlen an den Zweigen. Es ist dies ein Baum aus der Familie der Apocynaceen. Weil jedoch die Zweige horizontal ausgebreitet sind, so sind die zwei unteren Blätter grösser und die zwei oberen viel kleiner.

**) Vierkantige Stengel können auch durch die abwechselnde Stellung der Blätter entstehen, wenn dieselben nach $^1/_2$ orientiert sind und wenn die Kanten an beiden Seiten der Insertion herablaufen, wie z. B. bei *Maytenus tetragonus* Grsb.



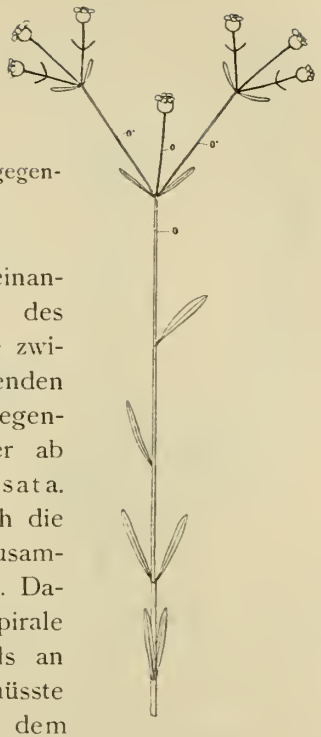


Fig. 366. **Bidens** sp. Die Lage der gegenständigen Hochblätter. (Original.)

Die Quirle wechseln untereinander derart ab, dass das Blatt des nachfolgenden Quirls in die Mitte zwischen zwei Blätter des vorangehenden Quirls fällt. Auch die Paare gegenständiger Blätter wechseln immer ab und heissen deshalb folia decussata. Nach Brauns Theorie sind auch die Quirle nur in eine Ebene zusammengezogene Teile einer Spirale. Damit aber nach der genetischen Spirale auch die Anfügung eines Quirls an den anderen erklärt werde, so müsste der plötzliche Übergang von dem letzten Blatte des vorangehenden Quirls (Cyclur) zu dem ersten Blatt des nachfolgenden Quirls (Cyclarch) durch das Zeichen $^1/_2 \cdot {}^1/_5$ ausgedrückt werden, was die Bedeutung hat, dass z. B. die Stellung nach $^2/_5$ zwischen 2 Quirlen (dem Cyclur und dem Cyclarchen) entweder um die Hälfte der Divergenz grösser oder kleiner ist, welcher Unterschied mit der Bezeichnung Prosenthese belegt worden ist. Wir erhalten sonach dem Gesagten zufolge für die positive Prosenthese $^2/_5 + {}^1/_2 \cdot {}^1/_5 = \frac{2 + {}^1/_2}{5}$ und für die negative $\frac{2 - {}^1/_2}{5}$.

Fig. 365. **Viburnum Opulus**. Sechskantiger Spross, a) Achselknospe, b) Stützblattnarbe, p) Stipulae. (Original.)

Hier muss ich von einer eigentümlichen »gegenständigen« Blattstellung Erwähnung tun, über welche ich in der phyllotaktischen Literatur nirgends eine Bemerkung gefunden habe. Es befinden sich nämlich bei einigen Arten der Gattung *Bidens* (Fig. 366) die unteren Stengelblätter in einer gegenständigen und dekussierten Stellung. Ihnen folgen Blätter nach, aus deren Achseln Dichasialzweige (*o'*) hervortreten. Diese Blätter, sowie die weiteren Blätter im Dichasium sind aber im Hinblicke auf die Achse nicht gegenständig, sondern von dieser Stellung um den Winkel α weggeneigt. Dies kommt auch bei einigen anderen Gattungen in der Gruppe der *Heliantheen* vor. Dasselbe finden wir in dem Blütenstande der Art *Cardiospermum Halicacabum*. Man kann eine solche Stellung noch nicht

Fig. 367. **Silene stellata**, scheinbare 4zählige Blattquirle. (Original.)

als dorsiventral ansehen, denn die Hauptachse, an der die Blätter stehen, erfährt keine Veränderung und die Zweige (o', o, o') treten gleichmässig so auseinander, dass sie voneinander und von der vertikalen Achse (o) gleich weit abstehen.

Die oben dargestellten Verhältnisse in der spiraligen und quirligen Blattstellung sind gewissermassen ein ideales Vorbild, welches wir aber an den Pflanzen nur selten wo in vollkommener Regelmässigkeit vorfinden. An einem und demselben Zweige oder Stengel finden wir oft Übergänge aus einer Stellung in die andere infolge üppigen Wachstums, Krümmung, Torsion, plötzlicher Verdickung oder Verdünnung, infolge ungleichmässigen Druckes usw. Allein nicht bloss Übergänge aus einer Divergenz in die andere, sondern auch alle möglichen anderen Unregelmässigkeiten kann man an den Achsen einer und derselben Pflanze verfolgen.

Es geschieht sehr häufig, dass sich die Blätter an den Achsen plötzlich nähern und scheinbare, manchmal auch vielzählige Quirle bilden. Die Teile der Achse zwischen diesen unechten Quirlen sind entweder blattlos oder armblättrig. Solche Beispiele haben wir bei einigen Arten der Gattungen *Lilium* (*L. Martagon*, *Humboldtii*, *pardalinum, canadense*), *Stiphelia*, *Euphorbia*, *Peperomia*, *Stylidium*, bei *Omphalocarpon Radlkoferi* Pier., *Biophytum proliferum*, *Mangifera mecogensis* u. a. Eine bemerkenswerte Blattstellung zeigt die nordamerikanische *Silene stellata* Ait. (Fig. 367). Hier sehen wir am Stengel wechselständige, vierzählige Blattquirle. Wenn wir aber diese Quirle näher untersuchen, so finden wir, dass es immer zwei Paare kreuzweise stehender, aber so stark genäherter Blätter sind, dass es scheint, als ob sie einen vierblättrigen Quirl bilden würden. Am Ende und an der Basis des Stengels stehen die Blätter nur zu je zweien in einfachen Paaren. Bei der Gattung *Dioscorea* pflegen die Blätter der ganzen Länge des Stengels nach gegenständig und abermals an demselben Stengel wechselständig zu sein. *D. caucasica* besitzt nacheinanderfolgende, 3—5zählige Quirle, welchen wechselständige Blätter nachfolgen. *Linaria*

concolor zeigt an den sterilen Sprossen durchweg 4—6zählige Quirle, an den Stengeln und blühenden Zweigen dagegen wechselständige Blätter! Viele Polygalen tragen quirlständige Blätter, welche jedoch in wechselständige übergehen. Die Blätter der grundständigen Rosetten mancher Arten der Gattung *Aloë* sind in zwei dichte Reihen gestellt, welche jedoch weiterhin in eine Spiralstellung übergehen.

Die Blätter an den Stengeln der Gattung *Potamogeton* befinden sich allgemein nach $^1/_2$ in wechselständiger Anordnung. Nur mitten im Stengel der Art *P. lucens* u. a. verwandelt sich die distichische Stellung in eine spiralige.

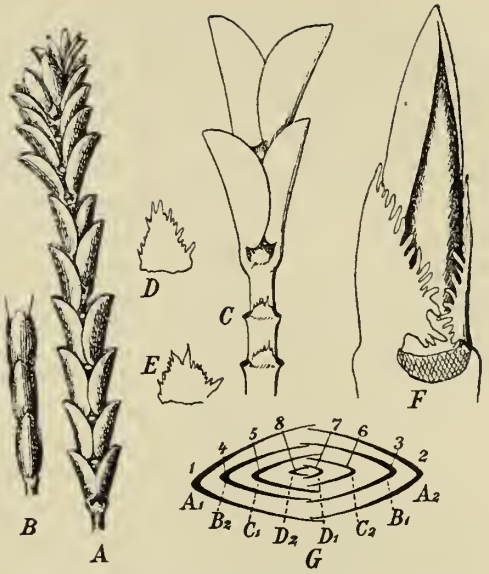


Fig. 368. **Euphorbia buxifolia.** A, B) Zweige mit 2reihig gestellten Blattpaaren, C) dasselbe, vergr., die Stipeln vorhanden, D, E) die Stipeln, F) die Endknospe von Stipeln umhüllt, G) Diagramm der Blattstellung. (Nach Warming.)

Aber bei allen Arten nähern sich unterhalb der Blütenähre immer zwei Blätter derart, dass sie gegenständig zu sein scheinen. An den Stengeln des *P. densus* stehen alle Blätter in scheinbaren Paaren übereinander. Diese Paare kreuzen sich aber untereinander nicht, sondern bilden zwei Reihen. Es sind dies ebenfalls zwei genäherte Blätter, was schon daraus zu ersehen ist, dass eines von dem anderen umfasst wird; infolge dessen müssen in die erste Reihe jene obereinander stehenden Blätter fallen, welche umfassen, und in die zweite Reihe jene, welche umfasst werden.

Eine ganz eigenartige Blattstellung weist die exotische *Euphorbia buxifolia* Lam. auf. Diese Stellung wurde zuerst von Warming beschrieben (Fig. 368). Hier sind die Blätter vollkommen gegenständig, aber die Paare kreuzen sich nicht, sondern stehen obereinander, so dass zwei vertikale Blattreihen (zwei Orthostichen) entstehen. Die Blätter können hier nicht genähert sein, weil sie sich in der Jugend tatsächlich in gleicher Höhe und fast gleichzeitig entwickeln. Ausserdem sind an der Basis beide Blattstiele durch eine häutige Stipula verbunden, wie es zumeist bei gegenständigen Blättern der Fall zu sein pflegt. Die Blattspreiten decken sich aber in der Jugend und zwar so, dass merkwürdigerweise das dritte oberhalb des zweiten, das fünfte oberhalb des vierten usw. steht. Warming hält diese Stellung nicht für eine superponierte, sondern für eine dekussierte, welche jedoch durch die Torsionen der Internodien scheinbar super-

poniert geworden ist, wo nämlich z. B. das folgende Paar (3, 4) aus der Querstellung zu (1, 2) sich um 90° über (1, 2) verdreht hat. Er selbst bemerkt jedoch, dass an der genannten Euphorbia auch nicht die mindeste Spur von einer Torsion zu sehen ist.

Gewissermassen als ein Muster phyllotaktischer Unregelmässigkeit können einige baumartige Acacien (z. B. *A. verticillata* und *A. Riceana*) hingestellt werden, welche lineale, beiläufig 2 *cm* lange und mit einem einzigen Nerv versehene Phyllodien tragen. Diese sind an manchen Zweigen zu deutlichen, 6—8zähligen Quirlen angeordnet, welche auch ganz der Regel gemäss untereinander abwechseln. Es finden sich aber auch nacheinander folgende, verschieden- (5, 6, 7, 8) zählige Quirle, ja hie und da stehen die Phyllodien nur im halben Quirl am Zweige. Sogar das kommt vor, dass bloss 2—3 Phyllodien neben einander stehen, oder dass schliesslich einzelne Phyllodien mit anders gruppierten abwechseln. Es ist aber nicht nur eine grosse Zahlenmannigfaltigkeit in den Quirlen, sondern ausserdem auch noch bei den Phyllodiengruppen keine Regelmässigkeit bezüglich ihrer Abstände vorhanden, da sie bald sehr genähert, bald ziemlich weit von einander entfernt sind.

Auch die vertikalen und beblätterten Stengel von *Polygonatum verticillatum* L. und *P. roseum* Kth. zeigen eine ungemeine Unregelmässigkeit der Blattstellung, welche sich auf keine Form oder Regel der Phyllotaxis zurückführen lässt. Hie und da sind die Blätter genähert, als ob sie Quirle bilden wollten, gleich darauf folgt aber eine wechselständige Anordnung derselben, worauf sich die Blätter wieder zu 2—5 in einem Quirl gruppieren. Nur am Stengelende scheint es, dass sie sich in einem vierzähligen Quirl konsolidieren.

Etwas Ähnliches kommt auch an dem Stamme der zweijährigen Sämlinge von *Torreya californica* vor. Hier gehen 3—4 Blätter in einer Spirale, dann folgen 2 Quirlblätter, aber nicht gegenständig (nach $^1/_2$), da sie einen Divergenzwinkel von $^1/_3$ einschliessen! Weiter kommen wieder spiralige Blätter usw.

Es gelangen aber auch die mannigfaltigsten Divergenzen bei spiralig gestellten Blättern an solchen Achsen zum Vorschein, welche in die vorerwähnten Divergenzreihen nicht gehören. So gibt z. B. Schwendener für die Blätter an den Zweigen des *Pandanus utilis* die Stellung von $^7/_{20}$ an und ich selbst habe für *Cordyline marginata* und *Dracaena arborea* eine regelmässige Blattstellung nach $^5/_{12}$ konstatiert

Eine sehr wichtige Rolle spielen die phyllotaktischen Verhältnisse bei den Blüten. Hier bilden die Kelche, Korollen, Staubgefässe und Fruchtknoten geradeso wie an den Vegetativachsen, Spiralen oder Kreise (Cyclen). Diese Kreise sind bald echte Quirle, bald wieder zusammengezogene Teile einer Spirale, was zuweilen durch die Deckung der einzelnen Blütenorgane ausgedrückt wird. Alle Bestandteile der Blüte sind an einer verhältnismässig kurzen Blütenachse sehr dicht gestellt und können

auch in der Projektion zur Darstellung gebracht werden, wodurch wir ein Blütendiagramm erhalten. Ein solches Blütendiagramm ist sowohl für die vergleichende Morphologie als auch für den Systematiker ein sehr wichtiges und anschauliches Hilfsmittel, denn an demselben kann nicht nur die verschiedene Art der Zusammensetzung und Abwechslung der einzelnen Blütenorgane, sondern auch die ganze Verwandtschaft der Pflanze, der sie angehört, ermittelt werden. Die näheren Daten über diesen Gegenstand werden wir erst im III. Teile dieses Werkes bringen.

Die Blattspirale verläuft an den Achsen einer und derselben Pflanze immer in gleicher Richtung; an den Zweigen aber, welche aus den Blattachseln an diesen Achsen hervorkommen, verläuft diese Spirale entweder auch in derselben Richtung (homodrom) oder in entgegengesetzter Richtung (antidrom).

Wichtig und interessant ist es, dass die phyllotaktischen Verhältnisse an den Achsen derselben Pflanzenart durchweg gleich sind, indem sie gewissermassen ein erbliches Merkmal derselben wiedergeben. Diese Erscheinung hat A. Braun dahin erläutert, dass schon von Ewigkeit her jeder Pflanzenart die Fähigkeit innewohnt, ihre Blätter an der Achse nach bestimmten Regeln anzuordnen. Durch eine solche Erklärung ist allerdings nichts gesagt. Hofmeister hat die Sache kurz abgefertigt, indem er annimmt, dass die kleineren Blatthöcker sich am Ende der Achse immer dorthin stellen, wo am meisten Platz ist. Das ist nun wohl richtig und gilt namentlich bei Blütendiagrammen, allein Hofmeister ist es schuldig geblieben, sich darüber auszusprechen, warum und wo eben der meiste Platz für die neu entstehenden Blätter sich bildet.

Das Bestreben, die Ursachen bestimmter Blattstellungen an den Pflanzenachsen zu erforschen, hat schon seit Brauns Zeiten bis heute eine sehr umfangreiche Literatur hervorgerufen. So hat insbesondere Schwendener in dieser Beziehung eine ganze Theorie, die sogenannte mechanische, gegründet, welche auch von Ar. Weisse angenommen worden ist. Anfangs hat diese Theorie einen mächtigen Eindruck gemacht, allein bald entstanden ihr zahlreiche Gegner, unter ihnen Vöchting, Delpino, C. De Candolle, Kny, Schumann, Jost, Winkler und Pfeffer.

Die mechanische Theorie Schwendeners beruht auf der Beobachtung der jungen Blatthöcker auf dem Vegetationsgipfel und versucht es, den Beweis zu führen, dass die definitive Blattstellung an der Achse darauf basiert sei, welche Grösse und Gestalt der Vegetationsgipfel hat, ferner welche Grösse und Form die eben angelegten Blatthöcker besitzen. Dadurch nun — argumentiert Schwenderer — dass der Vegetationsgipfel einmal mehr in die Länge, ein andermal wieder in die Dicke zunimmt, dann dass die Blatthöcker das Bestreben haben, sich allseitig hin zu vergrössern, gelangen dieselben so mit ihren Basen in verschiedene Berührungen, wodurch ein gegenseitiger Druck bewirkt wird, der zur Folge

hat, dass sie sich in derjenigen Anordnung zusammenstellen, welche der Einwirkung dieses Druckes am meisten nachgibt. Dies gilt, Schwendeners Meinung nach, insbesondere von den jüngeren Höckern, welche stets eine solche Stelle aufsuchen, wo sie von den Basen der älteren Blätter am wenigsten gedrückt werden.

Beiläufig können wir uns den Ansichten des genannten Autors zufolge die Sache etwa so vorstellen: Wenn wir Kügelchen von gleicher Grösse in verschieden dicke Zylinder oder Kegel hineingeben, bis dieselben angefüllt sind, so müssen sie an der Oberfläche gewisse Reihen bilden, welche unter den gegebenen Dimensionen des Zylinders und der Kügelchen ein notwendiges mathematisches Resultat ergeben. Derselbe Vorgang wird sich in anderer Gestaltung wiederholen, wenn wir Kügelchen von verschiedener Grösse in einen gleich grossen Zylinder oder Kege hineinlegen.

Die Stellung der Blätter an den Seitenzweigen ist aber auch noch durch die Lage des Zweiges zur Mutterachse bedingt, weshalb wiederum auf den Zweig ein verschiedener Druck ausgeübt wird.

Die Ursache der Blattstellung an den Achsen ist also nach Schwendener einzig und allein ein mechanischer Druck, den die älteren und neu sich bildenden Blatthöckerchen aufeinander ausüben.

Gegen diese Theorie wird nun von ihren Gegnern eine ganze Reihe von Gründen und Beispielen angeführt, aus denen hervorgeht, dass dieselbe unrichtig ist.

Pfeffer, welcher die in Rede stehende Theorie ebenfalls nicht anerkennt, verweist auf die dreikantigen Kaktuse, bei denen schon in der ersten Jugend die Blatthöcker auf dem Gipfel sich in keinem Kontakte befinden und sich dennoch selbst in drei vertikale Reihen stellen. Die Beispiele, wo kein solcher Kontakt vorhanden ist, sind in fortwährender Zunahme begriffen. So führt Raciborski hieher gehörige Beispiele an *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum*, R. Wagner an *Limnanthemum nymphaeoides*, M. Franke an *Asperula*, *Galium, Rubia*, *Sherardia,* Vöchting an *Linaria spuria,* Winkler an *Linaria purpurea, repens* u. a., *Antirrhinum majus, Jonidium polygalaefolium* usw. in's Treffen.

Als glänzender Beweis für die Richtigkeit der mechanischen Theorie wurden die Blätter an den Stämmen der Gattung *Pandanus* angeführt. Hier stellen sich nämlich die Blätter dicht hintereinander in 3 Reihen, welche aber nicht vertikal stehen, sondern sich schraubenförmig um den Stamm in der Richtung zum Gipfel winden (daher der Name »Schraubenpalmen«). Die Blattstellung ist hier infolgedessen eine derartige, dass sie keiner Divergenz der oben angeführten Reihen entspricht (A. Braun gibt die Divergenzen für grosse Pandanusstämme mit $^{12}/_{35}$, $^{13}/_{38}$, $^{14}/_{45}$ an). Allem nach zu schliessen, scheint es, dass hier die Blätter ursprünglich nach $^1/_3$, oder dass jene drei schraubenförmigen Reihen vertikal stehen sollten. Und tatsächlich haben Sachs, Schwendener und Schumann gefun-

den, dass auf dem jungen Pandanusgipfel sich Blatthöcker in drei vertikalen Reihen bilden. Allein schon die jüngeren Blätter zeigten eine Divergenz zwischen 120° bis 128°, also eine solche, wie sie dieselbe auch in vorgeschrittenerem Alter haben. Die Versetzung der jungen Blätter in die schiefen Reihen hat Schwendener durch Torsion erklärt, obzwar alle Umstände in diesem Falle dagegen sprachen. Schwendener sagt, dass nach der mechanischen Theorie in jener Zone, in welcher das Längenwachstum vorherrscht, ein in die Länge, auf die Anlagen der Blätter wirkender Zug entstehen muss, was zur Folge habe, dass sich diese Anlagen so weit verschieben, bis die Divergenz sich von dem Werte von 137° zu entfernen beginnt. Schumann hat diese Angaben Schwendeners sorgfältig geprüft und gefunden, dass sich in einer gewissen Zone die Achse faktisch in grösserem Masse verlängert als sie sich gleichzeitig verdickt, was für die Torsion der Orthostichen in schiefe Reihen nach der mechanischen Theorie sprechen würde. Allein dementgegen überwiegt in der tieferen Zone das Dicker- über das Längerwerden, was die Verringerung der Divergenzen, oder die Torsion der schiefen Reihen in die vertikale Stellung zur Folge haben sollte. Dennoch erfolgt so etwas nicht, weshalb sich die mechanische Theorie nicht bewährt. Obzwar Schwendener in dieser Beziehung erklärte, dass die Verschiebung der Blätter auch im Verlaufe des Stengelwachstums erfolgen müsse, so hat Schumann dennoch bei den Pandanen in keinem Falle eine solche Verschiebung konstatieren können. Auch Jost hat sich mit der Prüfung der mechanischen Theorie befasst und ist derselbe zu den gleichen Resultaten gelangt, wie Schumann, weshalb er bemerkt, dass diese Theorie eine reine Spekulation ist, welche sich auf keine botanischen Fakta stützt. Jost hat unter anderem gefunden, dass bei der Entwicklung der Achsen von *Picea excelsa*, *Abies Pinsapo*, *Pinus Laricio* und der Blütenköpfe der Gattung *Chrysanthemum* die Seitenorgane fortwährend in derselben gegenseitigen Lage verharren, dass sich also keine sekundären Veränderungen in den Divergenzen der bereits angelegten Glieder einstellen. Bei der Verlängerung der, die dicht nebeneinander stehenden Anlagen der Seitenorgane tragenden Achse entfernen sich alle ihre Punkte untereinander und in der Richtung der Achsenverlängerung parallel voneinander. Dieselbe Ansicht hat schon C. De Candolle vertreten. Hiebei müssen sich die Seitenorgane zur Gänze oder doch wenigstens ihre Basalteile geradeso wie die Achse verlängern. Jost ist der Ansicht, es könne sich eine Achse, welche in ihrer Jugend die Seitenorgane anliegend, ohne Zwischenräume getragen hat, auch im Stadium vollster Entwicklung keine freie Oberfläche bewahren, sondern sie müsse eine, aus den Blattbasen gebildete Rinde besitzen, wie dies von den Koniferen bestätigt werde.*)

*) Jost hatte hier offenbar unsere gemeinen Koniferen vor Augen, wir haben aber schon oben (S. 562) gezeigt, dass diese Verhältnisse nicht immer dieselben sein müssen (*Actinostrobus*).

Auch Winkler gelangt zu Resultaten, welche die mechanische Theorie umstossen.

Andere Autoren bemühen sich, die regelmässige und nach den Arten verschiedene Anordnung der Blätter an den Achsen durch Zweckmässigkeitsgründe zu erklären. Es handelt sich in dieser Beziehung um die teleologische Theorie. So sieht z. B. Hanstein den Grund der erwähnten Unregelmässigkeit darin, dass die Blätter das Bestreben haben, sich stets so zu stellen, damit der Einfluss von Licht und Luft auf dieselben der vorteilhafteste sei. Je gedrängter die Blätter stehen, je grösser die Spreiten und je kürzer die Stiele sind, desto künstlicher müsse ihre Stellung und Verteilung an der Achse sein.

Auch Kerner macht auf die Wechselbeziehungen zwischen der Stellung und Gestaltung der Blätter aufmerksam und sagt derselbe, dass wir auch an den beblätterten Stengeln und an einem mit Blättern reich bekleideten Baume immer die Regel verfolgen können, dass die Zahl der Orthostichen an den vertikalen Stengeln desto kleiner ist, je grösser die Blattspreiten sind. Airy weist darauf hin, dass der Vorteil der Pflanze eher in der Dichtigkeit der Anordnung, als in der Art und Weise der phyllotaktischen Divergenz liege. In den Blattknospen der Bäume z. B. müsse eine Menge junger Blätter entwickelt sein, damit dieselben bei günstigem Wetter sich rasch entwickeln und dadurch die biologische Aufgabe des Baums tüchtig unterstützen können.

Dass die phyllotaktische Blattstellung häufig biologischen Einflüssen unterliegt, dafür haben wir unzweifelhafte Belege an der Weissbuche (Carpinus) und Haselnuss (Corylus), sowie an anderen Bäumen. Hier sehen wir die Blätter an den horizontal ausgebreiteten Zweigen durchweg nach $^1/_2$ angeordnet, während sie an dem senkrecht aufstrebenden Stamme nach $^2/_5$ gestellt sind. Ja an den grundständigen, wenig abstehenden Wurzelsprossen können wir gut beobachten, wie die $^2/_5$ Stellung allmählich in die $^1/_2$ Stellung übergeht. Hieraus folgt klar, dass die zweireihige Stellung an den wagrechten Zweigen nur durch den Geotropismus entstanden und dass sie folglich nur als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen ist. Auf dieselbe Weise müssen wir uns die distichische Blattstellung bei den Ulmen, Linden etc. erklären. Diese Deutung bestätigt auch die Blattstellung an einer jungen, aus dem Samen aufgegangenen Ulme (*Ulmus*). Da sehen wir durchweg Blätter in abwechselnden Paaren (!), eine Stellung, wie dieselbe an dem erwachsenen Baume niemals vorkommt. Die Achselzweige an den Keimpflanzen breiten sich aber fast wagrecht aus und zeigen schon durchweg eine zweireihige, wechselständige Blattstellung. Daraus geht hervor, dass die distichische Blattstellung an der Ulme eine sekundäre ist. Ursprünglich waren hier die Blätter gegenständig.

Wenn wir alle die Theorien überblicken, welche sich bemühen, die Ursache der Phyllotaxis zu ergründen, so werden wir bald zur Erkenntnis gelangen, dass alle an dem Fehler kranken, dass sie sämtliche Fälle

auf eine und dieselbe Weise erklären wollen. Man findet vielmehr, dass die Ursachen der regelmässigen und bestimmten Anordnung der Blätter an den Achsen der mannigfaltigen Pflanzenarten sehr verschieden sein können. Es sind ganz gewiss biologische Einflüsse, welche dazu beitragen, dass die Pflanze nicht nur durch ihre Gestalt, sondern auch durch die Anordnung ihrer Seitenorgane sich diesen Einflüssen anzubequemen trachtet. Eine solche Anpassung wird dann erblich und konstant. Wenn die biologischen Umstände auf die Pflanze keinen Einfluss hätten, so müsste die Blattstellung an den Achsen der mathematischen Resultante gleich sein, welche sich aus der gegebenen Gestalt und der Grösse des Achsengipfels, dann aus der Form, Zahl und Grösse der am Gipfel sich bildenden Blatthöcker ergibt. Demzufolge können wir überzeugt sein, dass in einigen Fällen auch die mechanische Theorie Schwendeners ganz gut Geltung haben kann. Schwendener beweist z. B. die ganz unzweifelhafte Existenz eines Kontakts bei den Florideen und was die Phanerorgamen anbelangt, bei *Elodea canadensis*, *Hippuris vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum proserpinacoides*, *Stratiotes aloides* u. a. Und auch andere Forscher haben dessen Beobachtungen an den genannten Pflanzen tatsächlich bestätigt.

Die Autoren, von denen die Richtigkeit der mechanischen Theorie Schwendeners bestritten worden ist, haben hauptsächlich nur vegetative Achsen vor Augen gehabt und die Zusammensetzung der Blüten, wo die phyllotaktischen Regeln ebenfalls gelten, ganz ausser acht gelassen. Immerhin sehen wir an den Blüten am besten, wie die mannigfachsten biologischen Ursachen phyllotaktische Veränderungen hervorrufen. An den Blütendiagrammen kann man am besten verfolgen, wie für gewisse Verwandtschaftskreise (Gattungen, Familien) ein Grundplan Geltung hat, nach welchem in unvordenklichen Zeiten die Vorfahren angelegt waren. Wir erinnern diesfalls nur an den Blütenplan der *Liliaceen*, welcher fast bei allen Monokotylen in verschiedenen Modifikationen zum Vorschein gelangt und dadurch zugleich die Entstehung aller Monokotylen aus gemeinsamen Voreltern verrät.

Bei den Gefässkryptogamen pflegt die Blattstellung gemeiniglich durch die Gestalt und Segmentation der Terminalzelle, wenn dieselbe allein entwickelt ist, bestimmt zu sein. So sind z. B. die Blattquirle der Gattung *Equisetum* in ihrer Grundlage dreizählig oder *n*mal dreizählig, weil die Terminalzelle dreiseitig ist und nach drei Seiten hin segmentiert. Es ist aber interessant, dass die Blattstellung manchmal der Gestalt der Terminalzelle nicht entspricht. So ist z. B. die Terminalzelle von *Struthiopteris germanica* zweiseitig, die Blätter dagegen sind in spiraler Anordnung nach der ersten Divergenzreihe gestellt. Eine ähnliche Erscheinung kann auch bei einigen Laubmoosen beobachtet werden.

Schliesslich müssen wir auch noch von den Veränderungen in der Blattstellung an dorsiventralen Achsen Erwähnung tun. Diese Achsen entwickeln sich nicht nach allen Richtungen hin gleichmässig, sondern

wachsen und entwickeln die Seitenorgane auf der einen Seite anders, als auf der anderen, was zur Folge hat, dass eine solche Achse nur durch eine Ebene in zwei ganz gleiche Hälften geteilt werden kann. Über die dorsiventralen Achsen haben wir bereits bei den Gefässkryptogamen (*Polypodium, Lygodium*, *Selaginella* u. a.) gesprochen. Allein auch bei den Phanerogamen ist die Dorsiventralität sehr verbreitet.

Die dorsiventrale Ausgestaltung der Achsen wird von verschiedenen Faktoren bewirkt. Sehr häufig spielt da der einseitige Einfluss des Lichtes eine Rolle. So bemühen sich die Blattspreiten an der Achse in die vorteilhafteste Beleuchtung zu gelangen, was zur Folge hat, dass sich die Blätter an ihren Stielen verdrehen oder gar aus ihrer Lage an der Achse herausgelangen. Die Nadelblätter an den wagrechten Zweigen der gemeinen Weisstanne (Abies pectinata) haben zwar eine Spiralstellung und dennoch bilden sie infolge des Heliotropismus und Geotropismus zwei horizontale Reihen, wobei zu sehen ist, dass sie an der Oberseite viel dichter stehen als an der Unterseite. Die Blätter an der Oberseite des Zweiges müssen sich an ihren Stielen verdrehen, damit die grüne Seite zum Lichte gelangen könne.

An horizontal ausgestreckten (plagiotropen) Zweigen, so namentlich bei Bäumen verändert sich manchmal auch das Wachstum des Zweiges und zwar besonders in der Entwicklung der inneren Gewebe. An den Zweigen des Epheus (Hedera Helix) bilden sich durch den Einfluss des Heliotropismus Adventivwurzeln an der, dem Stamme, an dem der Epheu emporklimmt, zugewendeten Seite. Alle ober- und unterirdischen Rhizome entwickeln sich unter dem Einflusse des Geo- und Heliotropismus, dann der Feuchtigkeit mehr oder weniger dorsiventral, wobei häufig auch die Blätter ihre ursprüngliche Stellung verlassen.

Stark dorsiventrale Achsen finden wir auch bei der Familie der *Podostemonaceen*, wo die Blätter auf die Oberseite der verflachten Achsen hinaufgeschoben vorkommen. Auch die Blattinsertion ist infolgedessen nicht auf beiden Seiten gleich ausgebildet. Die blatt- und bandförmigen Gebilde, aus denen die Knospen und Stengel aufwachsen, sind noch mehr dorsiventral, diese sind aber veränderte Wurzeln (siehe das, die Wurzeln behandelnde Kapitel).

Durch eine eigentümliche Dorsiventralität zeichnet sich der Blütenstand einiger Gramineen (*Dactylis glomerata*, *Dactylotenium, Eleusine*, *Cynosurus cristatus, Nardus stricta* u. a.) aus. Hier wächst eine Seite der Inflorescenzachse so stark, dass alle Seitenzweige der Ährchen (Nardus) auf die andere Seite gedrückt werden. Die biologische Ursache dieser eigentümlichen Erscheinung ist bisher nicht ergründet, die Erscheinung selbst ist aber dadurch bemerkenswert, dass hier die dorsiventralen Achsen senkrecht zum Substrat gestellt sind.

In den Blüten spielt endlich die Dorsiventralität auch eine grosse Rolle, denn durch ihren Einfluss verändern sich nicht nur die Blütenorgane,

sondern auch deren Zusammenstellung, worüber wir im III. Teile dieses Werkes handeln werden.

Bei einigen Inflorescenzen (Solanaceen, Boraginaceen u. a.) entstehen infolge der Sympodialverzweigung scheinbar dorsiventrale Achsen, welche allerdings von einigen Physiologen (Goebel u. a.) irrtümlich ebenfalls als wahre Dorsiventralmonopodien angesehen worden sind. Die nähere, diesfällige Erläuterung wird im III. Teile folgen.

Auch die verflachten Sprosse, die sogenannten Phyllokladien, tragen die Blätter in einer Anordnung, welche keineswegs ursprünglich ist. Gleichfalls weisen die abnorm entstandenen Fasciationen eine, den üblichen Verhältnissen widersprechende Anordnung der Blätter auf.

a) Die Terminalblätter.

Es wird allgemein angenommen und Čelakovský hat sich auch wiederholt in dem Sinne ausgesprochen, dass sich die Vegetativblätter, namentlich die grünen Assimilationsblätter im Pflanzenreiche niemals terminal entwickeln. Bei den Blüten kommen die Terminalphyllome ziemlich häufig vor. Ein (einziges) radiär entwickeltes Terminalkarpell mit einem einzigen Eichen (welches zu dem Karpell als dessen Abschnitt gehört), ist keine Seltenheit. Terminale Staubblätter an der Blütenachse sind ebenfalls bekannt (Euphorbia, Casuarina, Brosimum). Wir können aber auch mit voller Berechtigung von Terminalblättern sprechen, die ausserhalb der Blüten vorkommen. Allgemein gilt die Regel, dass, sobald sich das Blatt am Ende der Achse stark entwickelt, während die Entwicklung des Achsengipfels zurückbleibt oder ganz verkümmert, das Blatt dann eine terminale Stellung einnimmt, oder mit anderen Worten gesagt: sich in die Verlängerung der Achse stellt, auf welcher es selbst steht. Normale und abnorme Belege hiefür finden wir in der Pflanzenwelt in hinreichender Anzahl. Wir sehen häufig am gemeinen Epheu (Hedera Helix), an gezüchteten Fuchsien (wo die Blätter in abnormer Weise wechselständig sind) usw., dass, wenn die Gipfelknospe verkümmert, das letzte Blatt sofort eine Terminalstellung einnimmt, wobei es sich gewöhnlich stark entwickelt. Einen ähnlichen Fall führt Vries (pag. 323) an einer abnorm keimenden Buche an. Normal und im höchsten Grade auffallend ist diese Erscheinung bei einigen Arten der Gattung *Limnanthemum* (Fig. 369) und zwar L. Humboldtianum Grisb., Thunbergianum Grisb., indicum Ttw. Hier wächst aus dem, am Boden des Wassers hinkriechenden Rhizom ein langgestieltes Blatt, welches, wie bei der Seerose, mit einer flachen, auf der Wasseroberfläche schwimmenden Spreite endigt. Aus diesem Blattstiel wächst, unweit unter der Spreite, ein Bündelchen von Blüten, welche mit ihren Stielen über die Wasserfläche emporragen. In der Wirklichkeit ist aber die Inflorescenz eine terminale, mit dem langen Stiele endigende,

Fig. 369. **Limnanthenum Thunbergianum.** Der Inflorescenzstengel endigt mit einem scheinbar terminalen Blatte. (Original.)

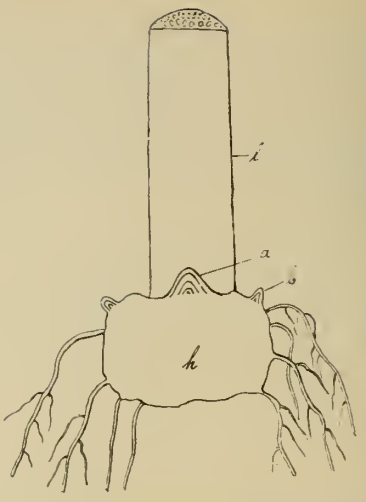


Fig. 370. **Amorphophallus Rivieri** Dm. Durchschnitt durch die Knolle (h) und das terminale Blatt (l), a) Terminalknospe im Blattstiel, b) Seitenknospe. Verkl. (Original.)

unter welcher sich ein einziges Seitenblatt entwickelt, das aber durch das Wachstum den Blütenstand selbst seitwärts gedrückt hat, infolgedessen sich dasselbe in die Fortsetzung des unteren Inflorescenzstiels gestellt hat Bei jenen Arten, wo zwei oder mehrere Blätter entwickelt sind (L. nymphaeoides Hoff), steht tatsächlich die Inflorescenz terminal und befinden sich die Blätter in seitlicher Stellung.

Interessant ist auch das mächtige Blatt, welches als einziges in der Saison aus der Knolle der Gattung *Amorphophallus* (Fig. 370) zur Entwicklung gelangt. Der ebenfalls sehr stattliche, dicke Blattstiel ist vollkommen rund, monofacial, mit konzentrischer Orientierung der Gefässbündel. Die Spreite ist ganz gleichmässig in 3 Arme geteilt und alle Arme sind gleich fiederteilig. Genau in der Mitte des Blattstiels ist in der Basis die Erneuerungsknospe für das nächste Jahr (*a*) verborgen. Dieses Blatt ist daher sowohl durch seine Stellung, als auch durch seine radiäre Entwicklung faktisch ein Terminalorgan, trägt aber allerdings an der Basis im Innern eine Knospe. Aus derselben kann sich auch der Blütenschaft entwickeln, weshalb wir die Blätter dieser Kategorie pseudoterminale nennen können.

Ein ganz gleiches, pseudoterminales Blatt besitzt *Juncus conglomeratus* (Fig. 371). Die runden Blätter dieser Art sind monofacial, mit konzentrischer Orientierung der Gefässbündel. Das Blatt ist in jeder Beziehung

radiär entwickelt und unterscheidet sich von den Achsen nur dadurch, dass es keine Inflorescenz trägt. Es wurde auch lange als eine sterile Achse angesehen. Auch bei diesem Blatte verbirgt sich vollkommen im Innern in der Basis eine kleine, verkümmerte Knospe (Fib. 369, b), welche sich niemals weiter entwickelt. Einige Autoren zeichnen an der Basis dieses Blatts eine kleine Seitenöffnung, gleichsam als reduzierte Scheide, in welcher sich, seitwärts von der Achse eine Knospe verbirgt. Trotz sorgfältiger Untersuchung habe ich an der Basis niemals eine Öffnung, sondern dieselbe durchweg ringsum geschlossen gefunden, mit einer Mittelknospe in der Blattachse.

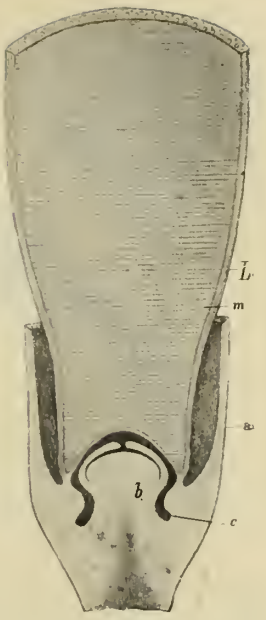


Fig. 371. **Juncus conglomeratus** L. Die kleine Endknospe (b) in der Basis des runden Blattes (L), a) Blattscheide, c) Höhlung, m) inneres, weiches Parenchym. (Original.)

Hie und da finden wir auch terminal gestellte Blätter infolge des vollständigen oder teilweisen Abortus des Achsenscheitels. Dasselbe kommt auch bei *Polygonatum* und *Uvularia* vor. Der Scheitel von *Polygonatum latifolium* abortiert in Gestalt einer kleinen Spitze, das nächste Blatt ist dann fast terminal orientiert. Ein unbedeutendes Rudiment hinterlässt der Achsenscheitel bei *Pol. officinale* und stellt sich hier das nächste Blatt terminal, indem es mit der Basis die verkümmerte Knospe umfasst. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei der Gattung *Uvularia*. *Pol. verticillatum* zeigt den Achsenscheitel fast ganz abortiert und da geschieht es dann manchmal (nicht immer), dass sich das nächste Blatt senkrecht in die Verlängerung der Achse stellt, was im Hinblicke auf die übrigen, quirlständigen Blätter sehr auffallend ist.

Ein vollkommen terminales Blatt in der Form, dass vom Achsenscheitel überhaupt keine Spur vorhanden ist und dass sich das Blatt als faktischer Abschluss der Achse darstellt oder anders gesagt, wo sich das Blatt als theoretisch vorausgesetzter Anaphyt zeigt, ist in der Pflanzenwelt eine wahre Seltenheit. Das Urbild eines solchen Blatts stellt sich uns in dem Sporogon der Laubmoose dar, welches eigentlich ein Anaphyt ist Auf ähnliche Weise sind alle Keimblätter der Monokotylen Terminalblätter. Namentlich die früher schon beschriebene und abgebildete keimende Iris (pag. 318), deren Keimblatt als Terminalgebilde dasteht und in radialer Entwicklung an zwei Seiten eine Plumula anlegt, gehört in jeder Beziehung hieher.

Ein tatsächlich terminales, grünes Blatt ist nur in zwei Fällen bekannt und zwar bei *Pinus monophylla* und *Danaë racemosa*. Die Brachyblasten von Pinus monophylla enthalten in der Hülle der häutigen Schup-

Fig. 372. **Encephalartos villosus.** Die sterile terminale Schuppe, eine fertile Seitenschuppe mit Pollensäcken. (Original.)

pen bloss eine einzige, dicke, radial und monofacial ausgebildete Blattnadel. Die Autoren führen an, dass manchmal auch zwei, wie bei den anderen Kiefern, zur Entwicklung gelangen. In einem solchen Falle sitzt gewiss der Scheitel des Brachyblasts als verkümmerte Knospe an der Basis zwischen beiden Blattnadeln. Wo aber nur eine einzige Blattnadel vorhanden ist, dort abortiert dieser Scheitel spurlos. Ich wenigstens war nicht imstande, an gekochtem Material mikroskopisch auch nur den allerkleinsten Höcker zu finden, welcher an der Basis und seitwärts von der Blattnadel stehen müsste. Es wäre wünschenswert, dass die auf diesen Gegenstand bezüglichen Beobachtungen auch noch an frischemMateriale fortgesetzt würden.

Der zweite Fall betrifft *Danaë racemosa*, deren flache, grüne, monofaciale Blätter allgemein als Phyllokladien, wie bei der Gattung *Ruscus* angesehen worden sind. In dem, die Achsen behandelnden Kapitel werden wir aber über allen Zweifel sicher nachweisen, dass es ein Terminalblatt ist, welches den Axillarbrachyblast abschliesst. Hier ist allerdings abermals keine Spur von einem Achsenscheitel vorhanden, so dass das Blatt der Danaë ein wahrer Anaphyt ist.

Wir können schliesslich noch ein interessantes Beispiel von terminalen Phyllomen anführen, obzwar dies nicht vegetative Blätter betrifft. Es sind dies die männlichen Zapfen (Blüten) von *Encephalartos villosus* Lem., welche wir im lebenden Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatten. Die fruchtbaren Schuppen (Fig. 372) sind unterseits mit zahlreichen Pollensäcken bedeckt und regelmässig in genetischer Spirale seitlich an der zentralen Achse gestellt. Dass diese Schuppen morphologisch den umgewandelten Blättern entsprechen, braucht man wohl nicht zu betonen. Die Zapfenachse endet jedoch mit einer Schuppe, welche ganz steril und radiär schildförmig entwickelt ist, indem sie sich auch vollkommen terminal an der Zapfenachse stellt.

D. Die Achse.

Die Definition der Achse bei den Phanerogamen lässt sich in folgender Weise ausdrücken:

Die Achse ist die Zusammenfliessung der unteren Teile der Anaphyten, welche sich an der erwachsenen

Pflanze als ein, durch den mehrzelligen Vegetationsgipfel nachwachsendes, morphologisch und anatomisch einheitliches Ganzes darstellt, durch dessen Tätigkeit an den Seiten Blätter und in ihren Achseln Knospen in regelmässiger Stellung hervorkommen. Die blattragende Achse nennen wir Spross. Wenn wir die derart definierte Achse der Phanerogamen mit der Achse der Gefässkryptogamen vergleichen, so sehen wir, dass beide sich in einigen Punkten unterscheiden, obzwar sie im wesentlichen homolog sind. An der Achse der Gefässkryptogamen sind die Seitenknospen nicht in den Blattachseln gestellt und die Achse hat auch nicht immer einen mehrzelligen Vegetationsgipfel; sie stellt sich auch häufig im vollkommen entwickelten Zustande nicht als ein morphologisch und anatomisch einheitliches Ganzes dar (so z. B. bei Botrychium, Onoclea und bei vielen anderen Farnen). Dadurch, dass die Seitenknospen an den Achsen der Phanerorgamen genau an die Blattachseln gebunden sind*), zeigt sich uns die Verzweigung der Phanerogamen durchweg als monopodial, während dieselbe bei den Gefässkryptogamen immer dichotomisch ist.

Wir haben bereits in dem vorangehenden Kapitel gesagt, dass die Einheitlichkeit der vollkommen entwickelten Achse ein sekundärer Zustand ist und dass auch der regelmässig arbeitende Vegetationsgipfel sich in der Regel erst an der älteren Pflanze konsolidiert, denn an der Keimpflanze ist er fast durchweg nicht sichtbar. Der Stamm der Linde, Kiefer und des Wollkrauts ist tatsächlich ein ganzes und einheitliches Gebilde, an welchem die Blätter als seitliche und differenzierte Organe sitzen. Wir können dies aber keineswegs von dem, deutliche Spuren der abgefallenen Blätter tragenden Stamme vieler Palmen, dessen Anatomie meistenteils einen Bestandteil der Anatomie der Blätter bildet, und ebensowenig von den Stengeln der Umbelliferen und den Halmen der Gramineen sagen, wo sich uns die Achse überhaupt nicht als ein einheitliches Ganzes präsentiert, sondern einen Inbegriff anatomisch und morphologisch gesonderter Glieder bildet. Die Achsen dieser Art bewahren gewissermassen auch im entwickelten Zustande den primären Charakter der Keimpflanzen. Pflanzen mit einem, ein anatomisch und morphologisch einheitliches Ganzes darstellenden Stamme sind also phylogenetisch vollkommener und offenbaren für die Zukunft die Tendenz zu allgemeiner Differenzierung der Achse und Blätter als zwei verschiedene Organe.

Die Gestalt der Achse lässt sich allerdings durch eine allgemeine Beschreibung oder eine Einteilung schwer charakterisieren, weil wir da alle möglichen Variationen haben. Im ganzen lässt sich abermals nur sagen, dass die Gestalt der Achse dem ganzen Baue der Pflanze entspricht und sich mit den biologischen Verhältnissen, in denen die Pflanze

*) Alle Fälle von extraaxillären Knospen und Sprossen, welche bis jetzt in verschiedenen Publikationen spucken, lassen sich nach morphologischen Gesetzen auf den Typus axillärer Knospen zurückführen, wie wir noch später darlegen werden.

lebt, in Übereinstimmung befindet. Die gewöhnlichste Form ist die walzenförmige, verlängerte, aufrecht emporwachsende und ringsum gleichmässig der ganzen Länge nach mit Blättern besetzte. Solcher Art sind die Stämme und Zweige der Bäume und die Stengel der ein- und zweijährigen, sowie der perennierenden Pflanzen.

Verlängerte und dünne Stengel und Stämme können selbständig nicht aufrecht emporwachsen und deshalb suchen sie eine Stütze an anderen Pflanzen oder Gegenständen, an denen sie mit Hilfe von Ranken klettern oder um welche sie sich winden (Vitis, Cucurbitaceae, Convolvulus). Wasserpflanzen, welche auf dem Wasser schwimmen, zeigen gleichfalls dünne, schlaffe, lange Stengel und halten sich im Wasser durch ein System eigentümlich geformter Blätter oder Wurzeln. Die ober- oder unterirdischen Rhizome und Ausläufer pflegen ebenfalls dünn, faden- oder strickförmig zu sein und verbreitern sich dieselben wagrecht bis weit in die Umgebung (Triticum repens, Fragaria). Die knollig verdickten Rhizome haben wiederum eine verschiedenartige Gestalt: sie sind z. B. walzenförmig, kugelig usw. (Iris, Solanum tuberosum). Die Knollen der *Testudinaria* sind anatomisch und morphologisch ganz eigens ausgestaltet und erreichen das Gewicht von einigen Zentnern.

Zylindrische Stämme können auch bei baumartigen Typen manchmal eine kugelförmige (Zamia, Encephalartos) oder spindelförmige Gestalt annehmen. In dieser Beziehung sind die Arten der Gattung *Bombax* und ihrer Verwandten aus Südamerika (Brasilien) berühmt.

Wenn die Blätter an einer verkürzten und überhaupt undeutlichen Achse dicht gedrängt stehen, so entstehen die sogenannten Rosetten, welche besonders für viele zwei- und mehrjährige Pflanzen (Verbascum, Agave, Doryanthes) charakteristisch sind. Auch verschiedene Zwiebeln mit fleischigen Schuppen besitzen sehr verkürzte Achsen.

Die Grösse der Stengel und Stämme reicht von einigen Millimetern bis zu ungeheuern Dimensionen. Die gigantischen Stämme der kalifornischen *Sequoia gigantea*, welche bis 144 *m* Höhe misst und unten 35 *m* im Umfange hat, sind bekannt. Noch grösser sind einige Arten der australischen *Eucalypten*, welche bei einem Umfange von 20 *m* an der Basis die Höhe von bis über 150 *m* erreichen. Auch *Taxodium distichum* und *Adansonia digitata* zeigen im Alter sehr dicke Stämme. Und schliesslich erlangen auch unsere einheimischen Waldbäume (Eichen und Linden) im hohen Alter sehr grosse Dimensionen. Die grösste Länge weisen bei verhältnismässig geringer Dicke die tropischen Lianen und überhaupt die kletternden, holzigen Pflanzen auf. So erreicht der gemeine *Calamus Draco* bei einem Durchmesser von bloss 3 *cm* eine Länge, welche manchmal auch 160 *m* übersteigt.

Der Stamm pflegt an der Oberfläche meistenteils rund zu sein, er zeigt jedoch im Alter eine verschiedenartige Plastik infolge der Bildung einer mächtigen sekundären Rinde (*Pinus silvestris*, *Acer campestre*, *Ulmus*

campestris, *Evonymus alata* u. a.). Die Stengel und jüngeren Zweige der Bäume und Sträucher sind zuweilen durch die herablaufenden Spuren der Blattstiele oder Nebenblätter oder durch die herablaufenden Kanten der Blattstielrücken 3 — mehrkantig (siehe Viburnum Opulus, Fig. 365). Nur selten erscheinen die Achsen auch dann kantig, wenn die Blätter die Achse mit ihrem ganzen Umfange rund umfassen. Einen solchen seltenen Fall haben wir bei *Restio tetragonus* Thnb. (Cap), dessen Stengel vierkantig sind, obzwar die Blätter den Stengel mit einer vollkreisigen Insertion umfassen. Hier finden wir faktisch keinen Grund für die Eckigkeit der Achse. Die Halme der Cyperaceen sind infolge der Stellung der in der Hälfte zusammengefalteten Blätter nach $^1/_3$ dreieckig. Die exotischen Lianen (Bignoniaceen, Bauhinia u. a.) besitzen holzige, bandförmig abgeflachte, gerippte und gefurchte Stämme infolge der eigenartigen Zusammensetzung der Gefässbündel, welche wahrscheinlich wieder durch die Torsion und den Druck bei der Umwindung der genannten Pflanzen um verschiedene Substrate entstanden ist.

Manchmal sind die Stengel und Stämme hohl, indem sie bloss dort, wo die umfassenden Blattscheiden aufsitzen, mit Scheidewänden in der Form von festen Fächern, Knoten oder Noden versehen sind. Dies geschieht in der Regel nur dann, wenn die Achse deutlich gegliedert ist und wenn die Blätter die Achse mit ihrem ganzen Umfange umfassen (so in der Familie der Umbelliferen und bei den Gramineen). Die Achsen der Gräser heissen allgemein Halme und sind in vielen Beziehungen besonders entwickelt. Die Halme sind ihrer ganzen Länge nach gleich dick, fest, zuweilen einfach, selten verzweigt, schliesslich mit einem Blütenstande abgeschlossen (die Bambusstämme erreichen bei einer Dicke von 30 *cm* eine Höhe von bis 40 *m*). Sie sind durchweg hohl, nur in regelmässigen Abständen durch massive Knoten unterbrochen, an denen die rings umfassenden Blattscheiden sitzen. In diesen Knoten laufen die Gefässbündel zusammen und von hier aus verlaufen dieselben wieder in die Glieder und Blätter. Die erwähnten Knoten verleihen dem Halme nicht nur Festigkeit, sondern sind auch noch dazu dienlich, dass der Halm sich an dem Substrat aufrecht erhält, infolge des ungleichmässigen Wachstums der Kniee, welche bedeutend geotropisch empfindlich sind. Einige Grasarten sind wegen ihres Aufsteigens mit Hilfe der Kniee besonders bekannt (so Alopecurus geniculatus).

Aber nicht alle Knoten, welche wir an den Halmen der Gräser sehen, sind von gleicher morphologischer Zusammensetzung. Wir unterscheiden in dieser Beziehung Scheidenknoten und Halmknoten. Jene sind in den Gruppen der Aveneen, Agrostideen, Festuceen und Triticeen verbreitet, während die Halmknoten in den Gruppen der Paniceen, Andropogoneen, vieler Bambuseen, bei den Gattungen Arundo, Stipa, Eragrostris etc. vorkommen. Die Figur 373 stellt uns einen Scheidenknoten dar, welcher hier durch die stark verdickten Basen der Blattscheide gebildet wird. Der ei-

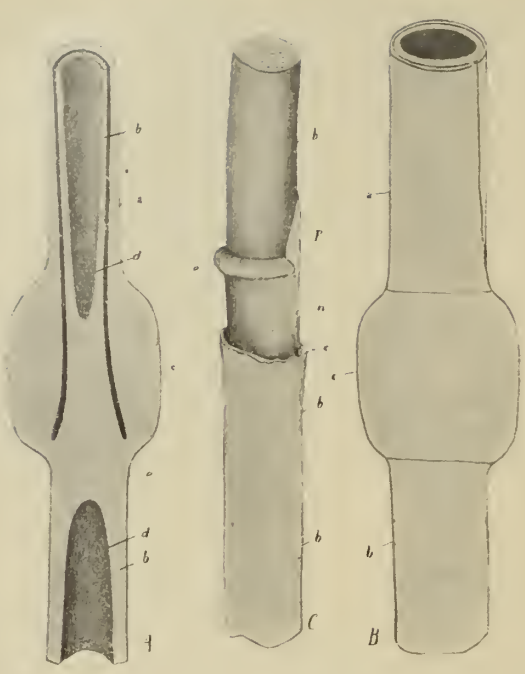


Fig. 373. Zur Deutung der Halmknoten der Gräser. A B) **Triticum caninum**. B) Halm (b) mit Scheidenknoten, a) die Scheide. A) Dasselbe im Längsschnitt, a) Blattscheide, b) Halm, d) Höhle, e) der eigentliche Knoten, c) verdickte Basis der Blattscheide. C) **Andropogon Ischaemum**, b) solider Halm, c) abgebrochene Blattscheide, e) Halmknoten, p) Axillarknospe, welche dem Halm (n) hoch angewachsen ist. (Original.)

gentliche Halmknoten (*e*) befindet sich unter dem Scheidenknoten und ist äusserlich gar nicht sichtbar. Der im Knoten befindliche Halm (*b*) ist verhältnismässig schwach und erst oberhalb des Knotens hohl. Die Abbildung Fig. 373 *C* stellt uns einen Halmknoten dar, welcher als Ring auch äusserlich hervortritt (*e*). Unterhalb des Halmknotens sitzt die Blattscheide (*c*), welche aber überhaupt nicht verdickt ist. Interessant ist es in diesem Falle, dass am Ende des Halms an den letzten Gliedern der Halmknoten bis in die Basis der Blattscheide selbst hinabsteigt, welch' letztere sodann dick wird, so dass sich an einem und demselben Halme der Halmknoten in einen Scheidenknoten verwandelt. Welche biologische Bedeutung dies hätte, ist mir unbekannt.

In der Achsel der Blattscheide wächst eine Knospe (*p*) mit einer adossierten, spreitenlosen Scheide. Diese Knospe ist in eine besondere Rinne versenkt — offenbar infolge des festen Anliegens der Hüllscheide (*c*). Aus demselben Grunde wahrscheinlich ist die Knospe ziemlich hoch aus der Achsel verschoben. Eine ähnliche Verschiebung (oder Verwachsung) der Achselzweige mit der Mutterachse können wir in noch höherem Masse bei *Oryza sativa* beobachten.

Die Halmknoten der Gräser pflegen äusserlich durch verschiedene Färbung oder Behaarung erkennbar zu sein.

Nur einige wenige Gräser (Andropogon, Zea, Saccharum) besitzen massive, nicht hohle Halme.

Der blattlose, mit einer Blüte oder einer Inflorescenz abgeschlossene Stengel heisst in der beschreibenden Botanik Schaft (scapus). Beispiele haben wir bei den Gattungen *Gagea*, *Tulipa*, *Leucojum*, *Taraxacum*, *Primula*.

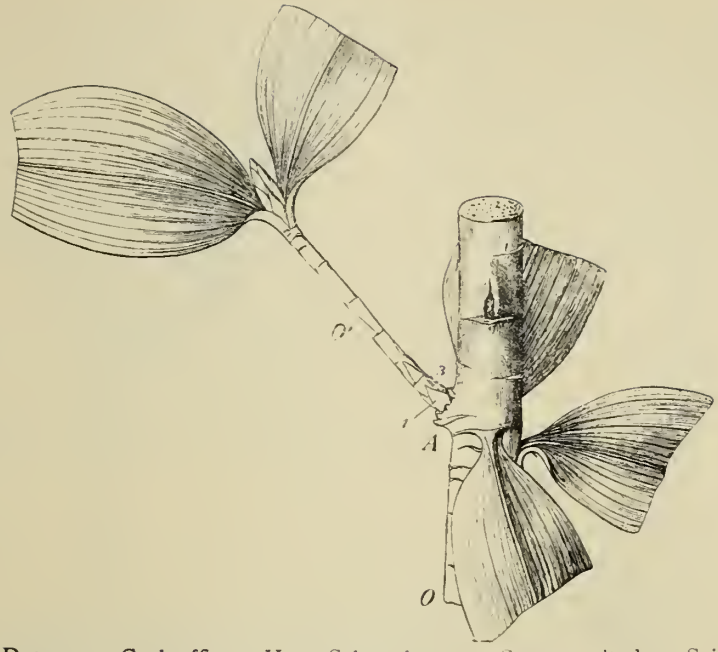


Fig. 373a. **Dracaena Godseffiana** Hort. Schwach vergr. Stamm mit dem Seitenzweige (O'), welcher aus der Schuppenachsel (A) hervorwächst, 1) die erste transversale Schuppe, 3) die dritte; oben am Stamme (O) eine junge, endogen hervorbrechende Axillarknospe. (Nach Velen.)

Der Vegetationsgipfel der Achse ist zumeist abgerundet und einfach. Er ist aus zahlreichen gleichen, dünnwandigen, einen grossen Kern und ein lebendes Plasma (das sog. Meristem) enthaltenden Zellen zusammengesetzt. Durch die Teilung dieser Zellen entstehen besondere Systeme von Zellschichten, das sogenannte Dermatogen, Plerom und Periblem (Hanstein 1868). Dem Dermatogen verdankt die Epidermis ihre Entstehung, aus dem Plerom (inneren Gewebe) entstehen das Mark und die Gefässbündel, aus dem Periblem entwickelt sich das Rindengewebe. Unter dem Vegetationsgipfel bilden sich in akropetaler Anordnung Seitenhöcker (Naegeli, Leitgeb), aus welchen die künftigen Blätter hervorkommen (Fig. 1, Taf. IV). Diese Blatthöcker entstehen also exogen aus den Periblemschichten, indem sie ebenso, wie die Achse, aus der sie sich entwickeln, zusammenhängend von der Epidermis überzogen sind. Von diesen exogenen Axillarknospen bildet die Gattung *Dracaena* eine seltene und wunderbare Ausnahme (Fig. 373 a), da sich hier die Axillarknospen tief unter dem Rindengewebe anlegen, welches dann von ihnen gewaltsam durchgerissen wird. Diese Eigenschaft kommt bei allen Arten der genannten Gattung vor.

Die seitlichen Blatthöcker wachsen schneller als die Vegetationsgipfel, so dass schon frühzeitig die jungen Blattanlagen den Vegetationsgipfel vollständig verdecken, indem sie ihm auf diese Weise Schutz vor äusseren

Verletzungen bieten. In den Blüten sind es häufig ganze Ringe oder Perigonwälle, welche den Blütengipfel einhüllen. Die angelegten Gewebe auf dem Vegetationsgipfel vermehren und differenzieren sich während der Wachstumsperiode sehr rasch, wodurch das Wachstum der Achse in die Länge und Breite zustande kommt. Wenn die Blätter vollkommen entwickelt sind, so ist auch die Achse, welcher sie aufsitzen, fertig und sind in derselben zugleich die Gewebesysteme definitiv ausgebildet. Ihre Vermehrungstätigkeit hört auch (bei den monokotylen Pflanzen) gänzlich auf, denn es bleibt bloss ein einziger Streifen des Meristemgewebes übrig, welcher auch weiterhin das ganze Leben der Pflanze über neue Gewebeschichten bildet und so dem weiteren Wachstum des Stammes (dem Cambium bei den dikotylen Pflanzen) seine Entstehung verleiht. Dadurch geschieht es, dass die Stämme der Sträucher und Bäume entweder andauernd oder in gewissen Jahresperioden dicker werden. Die hieher einschlägigen Details können jedem beliebigen Lehrbuche der Pflanzenanatomie entnommen werden.

Die Stämme der Palmen, obzwar sie viele Jahre leben, werden nicht dicker, weil sie keinen Cambiumring besitzen. Dasselbe ist der Fall bei den Stämmen anderer Monokotylen. Eine Ausnahme bildet bloss die Gattung *Dracaena*, deren Stämme ein eigenes Verdickungsgewebe enthalten, weshalb sie auch grosse und stattliche Dimensionen anzunehmen vermögen (Dracaena Draco auf Teneriffa). Die Anlage der Palmstämme erfolgt in den ersten Jahren, wo die Blätter noch in eine grundständige Rosette angeordnet sind.

Hie und da zeigen sich auch an der vollständig erwachsenen Achse Stellen mit lebendem Gewebe, welche ein abermaliges Wachstum veranlassen können; ein solches Wachstum nennt man interkalar. Die Blattachsel ist ebenfalls ein Platz für das Meristemgewebe und erinnert gewissermassen an den Vegetationsachsengipfel, denn dadurch, dass sich eine seitliche Achselknospe bildet, ist die Sache nicht definitiv abgetan, denn wir werden noch hören, dass in den Achseln weitere Serialknospen erscheinen können. Die Serialknospen bei den Dikotylen sind keineswegs etwa eine ausserordentliche Ausnahme, sondern eine gesetzmässige Erscheinung, welche bei allen genannten Pflanzen verbreitet ist. Wenn wir uns die Anaphytosentheorie vor Augen halten, so kommt uns dies so vor, als ob jeder Anaphyt seinen eigenen, in der Blattachsel befindlichen Vegetationsgipfel haben würde, welcher eine beliebige Anzahl neuer Knospen zu erzeugen imstande ist. Durch diese Lebensfähigkeit verrät sich die phylogenetische Individualität der Anaphyten. Die Blätter schliessen in der Regel (mit wenigen Ausnahmen, siehe Seite 414) ihre Entwicklung in kurzer Zeit und in derselben Vegetationsperiode ab, während die Achse entweder mehrere Jahre lang oder bei den einjährigen Pflanzen längere Zeit als die Blätter nachwächst — man sagt daher, dass die Achse ein unbegrenztes Wachstum be-

Fig. 374. **Taxodium distichum.** I) Diesjähriger Spross, mit Schuppenblättern (a, b, c), aus deren Achsel die abfallenden grünen Ästchen (l) hervortreten. Rechts ein vierjähriger Zweig, sympodial zusammengesetzt; e) abgestorbene Spitzen der einzelnen Jahressprosse, m) Stellen, wo sich jährlich abfallende beblätterte Ästchen entwickeln. (Nach Velen.)

sitzt.*) Aber auch hier haben wir viele, ja manchmal sehr häufige Ausnahmen. Alle Stammdornen, Achsenranken und Brachyblasten zeigen ebenfalls eine kurze Entwicklungsperiode und ein beschränktes Wachstum. Auch die Phyllokladien, welche die Blätter nachahmen, entwickeln sich ähnlich wie die Blätter.

Es kommen ausser den schon erwähnten Fällen, auf welche wir später noch eingehender zurückkommen werden, auch noch solche Achsen vor, welche durch alle Merkmale als Sprosse gekennzeichnet sind, aber ein beschränktes Wachstum zeigen und wahre Blätter nachahmen. Viele Arten der Gattung Phyllanthus (P. glaucescens u. a.) tragen am Hauptstamme in der Achsel der häutigen Schuppen wagrecht abstehende, gleich lange und zweireihig beblätterte Zweige, welche ein getreues Abbild gefiederter Blätter sind. Aus den Blattachseln kommen kleine Blüten hervor. Die Enden der Sympodialglieder von *Luzuriaga radicans* sind zweireihig beblättert und von beschränktem Wachstum und stellen seitliche, gefiederte Blätter vor (Fig. 389).

---

*) Dieser eingeführte Ausdruck darf freilich nicht im wörtlichen Sinne aufgefasst werden.

Das hervorragendste Beispiel von Zweigen mit beschränktem Wachstum, welche Blätter nachahmen, bietet die Konifere *Taxodium distichum* (Fig. 374). Dieser Baum ist in historischer, systematischer und auch morphologischer Beziehung hoch bemerkenswert. Er zeichnet sich vor allen anderen Koniferen durch seine sympodiale Verzweigung aus.*) An allen Zweigen sehen wir vertrocknete, scheinbar seitliche Ästchen, welche jedoch tatsächlich das vorangehende Zweigglied abschliessen. An der Basis dieser vertrockneten Ästchen wächst ein weiteres Glied des folgenden Jahres usw., so dass ein deutliches Sympodium entsteht. Was wir da im grossen erblicken, erfolgt auch im kleinen an besonderen, verkürzten, seitlichen Höckern, welche an die Brachyblaste der Gattung Larix oder Ginkgo erinnern. Diese seitlichen Brachyblaste sind gleichfalls sympodial zusammengesetzt, denn sie entstehen in folgender Weise: An dem heurigen, kürzere und spiralig angeordnete Blätter tragenden Sprosse wachsen aus den Blattachseln zweireihig beblätterte, gefiederte Blätter nachahmende Ästchen und hie und da (in der unteren Partie) auch Achselknospen, welche über den Winter für das nächste Jahr bestimmt sind. Die blattartigen Ästchen fallen heuer auf den Winter ab und der Achsenteil, auf dem sie sassen, trocknet ein. Aus den Winterknospen entwickeln sich teilweise die spiralig beblätterten Sprosse, teilweise neue, zweireihig beblätterte und abfallende Ästchen. Wenn diese im Herbste abfallen, so bildet sich in der Achsel einer der basalen Schuppen eine Innovationsknospe für das nächste Jahr; aus dieser Knospe wächst ein neues, abfallendes Ästchen, an dessen Basis sich neuerdings eine Innovationsknospe bildet usw. — also in schraubelförmiger, sympodialer Anordnung.**)

Die zweireihig beblätterten Ästchen sind ganz und gar einem gefiederten Blatte ähnlich, welche Ähnlichkeit noch dadurch besonders erhöht wird, dass auch ihre Achse von derselben krautartigen Konsistenz ist, wie die Blätter selbst, dass in den Blattachseln sich überhaupt keine Knospen bilden und dass die Ästchen gerade so, wie die Blätter, im Herbste gliederig abfallen. Wir haben hier also eine getreue Analogie der Blätter.

Ähnliche Verhältnisse kommen bei der, auch sonst sehr verwandten Gattung Glyptostrobus und bei vielen (hauptsächlich fossilen) Arten der Gattung *Sequoia* vor.

Die gabelig geteilten und dicht mit Schuppenblättern besetzten Zweige einiger Cupressineen (Thujopsis, Chamaecyparis, Thuja) zeigen ebenfalls ein beschränktes Wachstum und stellen, da sie in eine horizontale Ebene zusammengedrückt sind, im ganzen ein gefiedertes Blatt dar, denn auch alle hinaufgerichteten Schuppen zeigen eine grüne und die

*) In allen Monographien und Lehrbüchern wird irrigerweise gesagt, dass sämtliche Koniferen sich monopodial verzweigen.

**) Siehe die einschlägigen Details in meiner Arbeit aus dem Jahre 1888.

abwärts gerichteten eine blasse Seite, obzwar sie durchweg bloss die Rückenseite nach aussen gerichtet haben.

In diesen Fällen übernehmen die Achsen die Funktion der Blätter; allein auch andere Funktionen übernehmen verschiedene Achsen an einer und derselben Pflanze. Wir können im allgemeinen sagen, dass man überall Vegetativachsen beobachten kann, welche die Aufgabe haben, die Zweige, den Stamm oder die ganze Pflanze zu verlängern und zu erneuern, weiter Blütenachsen, welche die Aufgabe haben, Blüten oder Blütenstände hervorzubringen, ferner Assimilations- und Respirationsachsen, welche grüne Blätter produzieren, weiterhin mechanische Achsen, welche sich in Ranken und Dornen umwandeln und schliesslich Achsen, in denen sich während der Vegetationszeit Reservestoffe anspeichern, welche dann der jungen Pflanze im nächsten Jahre zur Nahrung dienen.

Die Blüte ist gleichfalls eine Achse von beschränktem Wachstum und meistenteils eine sehr verkürzte Achse, welche die Aufgabe der geschlechtlichen Reproduktion übernommen hat. Alle Teile der Blüte (der Kelch, die Krone, die Staubgefässe, Fruchtknoten) sind metamorphosierte Blätter, welche bei der Erzeugung der Samen verschiedene Funktionen verrichten und denen sie sich besonders anbequemen. Deshalb finden wir auch in ihren Achseln nirgends Knospen, wie anderwärts an der Pflanze. Nur in abnormem Zustande, wenn die Blüte vergrünt und die Blütenteile zur Form der Vegetativblätter zurückkehren, kommen auch in ihren Achseln Knospen zum Vorschein, aus denen neue Achsen emporwachsen. In diesem Zustande gelangt auch der Vegetationsgipfel der Blüte zur Tätigkeit, indem er weiter wächst (durchwachsene oder prolifizierte Blüten). Die Blüte kann aber anderseits wieder derart reduziert sein, dass von derselben bloss ein einziges Staubgefäss oder ein einziges Fruchtblatt erübrigt, das dann terminal am Ende der Blütenachse steht, von welcher in diesem Falle bloss der untere Teil, den wir Blütenstiel nennen, übrig bleibt.

Die oberirdischen Achsen wachsen gewöhnlich senkrecht aufwärts (orthotropische Achsen), weshalb man von ihnen sagt, dass sie negativ geotropisch sind. Dies gilt aber nicht allgemein, denn schon die Zweige der Bäume (Linden, Ulmen etc.) wachsen horizontal (plagiotropische Achsen); auch die oberirdischen Rhizome und Ausläufer kriechen wagrecht auf der Erde. Die unterirdischen Rhizome verlaufen mehr oder weniger horizontal im Substrate und tragen entweder Seitenknospen, aus denen dann orthotropische, oberirdische Achsen emporwachsen (*Paris*), oder sie treten schliesslich selbst über die Erdoberfläche und wachsen dann zu orthotropischen Achsen auf (Majanthemum bifolium). Übrigens unterliegen die Rhizome und Ausläufer nicht nur dem geo- sondern auch dem heliotropischen Einflusse, was jedoch in das Gebiet der Physiologie angehört. Die Mehrzahl der unterirdischen Rhizome hält nicht nur eine bestimmte Lage, sondern auch eine bestimmte Tiefe in der Erde ein, wovon man sich durch Versuche leicht überzeugen kann.

Fig. 375. **Dracaena reflexa**, positiv geotropische Rhizome, mit dem Vegetationsscheitel (a), bei b) Seitenknospen in den Schuppenachseln. (Original.)

Nur selten wann begegnen wir vollkommen positiv geotropischen Rhizomen, welche also durch ihr Wachstum die Wurzeln nachahmen. Es sind dies Rhizome einiger Arten der Gattungen *Dracaena* und *Cordyline* (Fig. 375). Die Rhizome von *Dracaena reflexa* sitzen an der Basis der oberirdischen Achse zu je zwei auf, sind walzenförmig, fleischig und von ringförmig umfassenden Schuppen besetzt, am Ende abgerundet. In den Achseln der Schuppen entwickeln sich endogene Knospen, aus denen sich neue, ähnliche Rhizome bilden. Aus den Rhizomen treiben zahlreiche, lange, verzweigte Adventivwurzeln.

Sehr sonderbare Stämme besitzt die Gattung *Sabal* (Fig. 376). Die junge Pflanze ist mit ihrem Gipfel stets der Erde zugeneigt und dort mit festen Wurzeln haftend. Dies erfolgt einige Jahre hindurch; infolgedessen, dass an dem älteren Ende die Wurzeln absterben, wird der hintere (ältere) Teil des Stamms lose und ragt derselbe dann in die Höhe, so dass dadurch eine eigentümliche Stellung des ganzen Stammes zu Tage tritt. Es sieht so aus, als ob die Pflanze mit der Krone herunter und mit dem Stamme hinauf wachsen würde. Erst in vorgerückterem Alter, wenn der Gipfel stark geworden ist und eine mächtige Blattrosette angelegt hat, richtet sich der Stamm senkrecht aufwärts und wächst derselbe dann normal hinauf wie andere Palmen. In ähnlicher Weise benimmt sich die Gattung *Ceroxylon*.

a) Ein- und mehrachsige Pflanzen.

Wir können an den Pflanzen nicht selten beobachten, dass Achsen mit bestimmten Funktionen auch stets dieselben Arten von Phyllomen tragen. So z. B. verlaufen unter der Erde stets mit Schuppen versehene Rhizome. Diese Rhizome wachsen endlos weiter und treten mit ihrem Ende niemals über die Erdoberfläche. Aus den Achseln der Schuppen treten oberirdische, orthotropische, durchweg nur Laubblätter tragende Achsen. Aus den Achseln dieser Blätter kommen aber Achsen, welche bloss Brakteen und in den Achseln der Letzteren gestielte Blüten tragen, hervor. Da die Blüte bereits eine selbständige Achse darstellt, so wäre eine solche

Fig. 376. **Sabal Palmetto** R. S., mit umgewendetem Stamme, verkl. (Original.)

Pflanze vierachsig (Fig. 377). Hier muss jedoch bemerkt werden, dass sich jede Achse an der genannten Pflanze verzweigen kann, wobei freilich jeder Zweig wieder dieselben Phyllomformen erzeugt. Dadurch wird dann der Achsengrad der betreffenden Pflanze nicht geändert. Einige Beispiele. Einachsig sind: *Myosurus minimus*, *Papaver somniferum*; zweiachsig: *Capsella bursa pastoris*, *Delphinium Consolida*, *Paris quadrifolia*, *Viola silvatica*, *Digitalis*, *Galanthus nivalis*; dreiachsig: *Veronica Chamaedrys*, *Salix*, *Populus*; vierachsig: *Trifolium montanum* u. s. w.

Diese Unterscheidung mit Rücksicht auf die letzte, blütentragende Achse ist aber in manchen Fällen nach der gegebenen Definition sehr schwierig. Wie sollen wir z. B. die Achsen zählen, wenn die Blütentraube mit einer Terminalblüte endet (Berberis) oder wenn die untergeordneten Achsen zwar andere Phyllome als die Mutterachsen tragen, dennoch aber

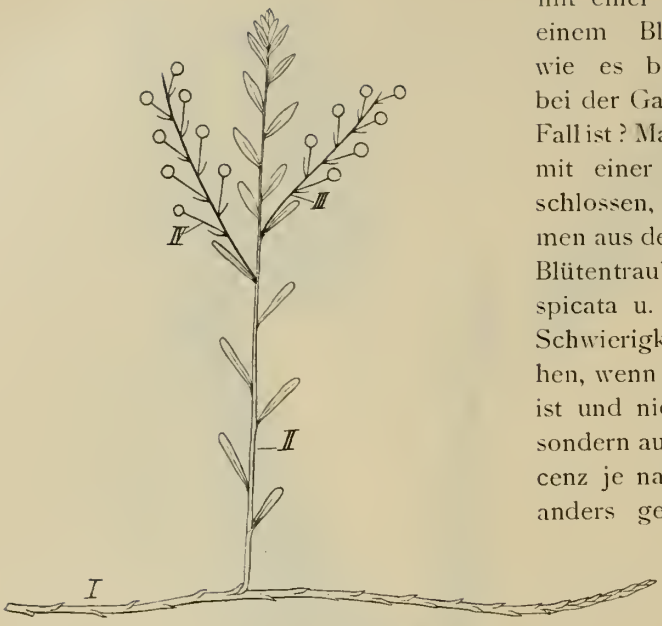


Fig. 377. Schema einer vierachsigen Pflanze. (Original.)

mit einer gleichen Blüte oder einem Blütenstande endigen, wie es bei den Gräsern oder bei der Gattung Euphorbia der Fall ist? Manchmal ist die Achse mit einer Blütentraube abgeschlossen, aber ausserdem kommen aus den Blattachseln blosse Blütentrauben hervor (Veronica spicata u. a.). Es können ferner Schwierigkeiten daraus entstehen, wenn die Pflanze einhäusig ist und nicht bloss die Blüten, sondern auch die ganze Inflorescenz je nach dem Geschlechte anders gebildet hat, wie wir dies bei den Familien der Juglandaceen und Euphorbiaceen sehen. Auch die Gattung Pinus würde sich schwer in Achsen teilen lassen, weil hier verlängerte Achsen und Brachyblaste vorkommen und die verlängerten Achsen primär und sekundär sind.

Im ganzen sehen wir also, dass die Lehre von der Unterscheidung der Achsen sich in keine allgemeinen Regeln einzwängen lässt und dass wir in jedem speziellen Falle die Differenzierung der Achsen besonders hervorheben müssen. Das können wir allerdings stets mit Sicherheit bestimmen, welche Achse aus einer anderen hervorgeht und der Letzteren also untergeordnet ist und ob es sich um eine sich wiederholende, oder sonst anders eingerichtete Achse handelt.

b) Die Lebensdauer der Pflanzen.

Die Pflanzen zeigen ein verschieden langes Leben. Manche sterben von der Wurzel aus in demselben Jahre ab, in welchem sie gekeimt, geblüht und Früchte getragen haben — sie leben also nur ein Jahr, recte nur einen Sommer oder ein Frühjahr über. *Erophila verna*, *Cerastium semidecandrum*, *Veronica triphyllos*, *Valerianella olitoria*, *Ceratocephalus orthoceras* z. B. verschwinden in unseren Gegenden an ihren Standorten schon im Juni gänzlich. Es sind dies eigentlich blosse Frühjahrspflanzen, deren Lebensdauer sich nur auf 1—3 Monate erstreckt. Solche Pflanzen besitzen in der Regel eine einfache Pfahlwurzel und bilden keine Innova-

tionsknospen und auch keine sterilen Erneuerungsachsen. Sie werden allgemein einjährig genannt. Manche einjährige Pflanzen können in 1 - 2 Monaten ihre ganze Entwicklung vollenden und Samen bringen. Aus diesen Samen aber keimt noch in demselben Jahre gleich eine zweite Generation auf, was sich in unseren Gegenden im Verlaufe des Frühlings, Sommers und Herbstes einigemal wiederholen kann. Beispiele findet man an *Senecio vulgaris*, *Veronica hederaefolia*, *Mercurialis annua* u. a. Deshalb ist es richtiger, für Pflanzen, deren Individuen bloss einmal blühen und reifen, den Ausdruck monokarpisch und für Arten, deren Individuen in verschiedenen Perioden, manchmal durch viele Jahre hintereinander blühen und reifen, die Bezeichnung polykarpisch zu gebrauchen. In die Kategorie der zweijährigen gehören jene Pflanzen, deren Samen heuer keimen, welche aber bloss eine grundständige, sterile Blattrosette erzeugen, aus welcher im nächsten Jahre der blühende Stengel emporwächst. Wenn die Samen reifen, so stirbt die Pflanze bis zur Wurzel ab. Ein Beispiel haben wir an *Verbascum phlomoides*, *Digitalis purpurea* u. a. Eine andere Variation besteht darin, dass aus dem Samen heuer ein aufrechter, grüner und beblätterter Stengel aufwächst, welcher aber nicht zur Blüte gelangt, sondern auf den Winter abstirbt und grundständige Innovationsknospen hinterlässt, aus welchen im nächsten Jahre die blühenden Stengel hervorkommen. Nach dem Reifwerden der Samen stirbt dann die ganze Pflanze ab. Ein Beispiel bietet uns der *Melilotus officinalis*.

Dreijährige Pflanzen werden nicht mehr unterschieden, obzwar man dieselben hie und da auch hervorheben könnte. Es gibt nämlich viele Arten, welche ebenfalls grundständige Blattrosetten bilden und ebenfalls nach dem Abblühen absterben, aber erst im 3. bis 4. Jahre zur Blüte gelangen. So ist dies der Fall bei *Echium vulgare*, *Angelica silvestris* und zahlreichen anderen Umbelliferen.

Eine dritte Kategorie bilden die ausdauernden und perennierenden Pflanzen, welche in der Regel im ersten, manchmal auch noch im 2. —5. Jahre steril bleiben und dann erst zur Blüte gelangen, aber nach dem Reifwerden der Früchte nicht absterben, sondern weiterhin jahrelang ausdauern und während ihrer Lebensdauer immer und immer wieder blühen. Die Erneuerung dieser Pflanzen erfolgt in sehr mannigfaltiger Weise: mittelst Knollen, Zwiebeln, Rhizomen, Ausläufern, grundständigen Knospen und Rosetten, Adventivknospen an den Wurzeln usw. Auf diese Modifikationen werden wir in dem, von der ungeschlechtlichen Vermehrung handelnden Kapitel noch eingehender zu sprechen kommen. Hier wollen wir nur bemerken, dass die perennierenden Pflanzen häufig weder zu blühen noch Früchte zu bringen brauchen und sich dennoch sehr ausgiebig vermehren. Viele von ihnen blühen in manchen Gegenden überhaupt niemals (Vinca minor, Lemna minor). Dementgegen gibt es wieder Perennen, welche zwar einige Jahre lang ausdauern, dann aber zu Grunde gehen und sich wieder durch Samen fortpflanzen. Solche Arten blühen

dann auch in der Regel alljährlich. Beispiele haben wir an *Campanula persicifolia* und *Valeriana officinalis*. Manche von ihnen vegetieren schon nach dem ersten Abblühen nur kümmerlich weiter (*Plantago major*, *Lithospermum officinale*). Es gibt auch Perennen, welche, wenn man sie aussäet, heuer blühende, fruchtende und absterbende (also einjährige) Individuen hervorbringen neben solchen, welche später blühen und regelmässig perennieren (*Urtica dioica*, *Chelidonium majus*, *Calystegia sepium*).

Wenn sich einige perennierende Pflanzen lediglich in vegetativer Weise (durch Zwiebeln, Knollen, Knospen, Rhizome u. s. w.) vermehren und so im ganzen Lande ihr Geschlecht erhalten, so verschwindet uns dabei der Begriff der betreffenden Pflanzenindividualität — die Pflanze wird da eigentlich unsterblich. Es ist das etwas ähnliches, wie bei den niederen Kryptogamen (Diatomaceen und anderen Algen), welche sich nur durch Zellenteilung vermehren und bei denen der Untergang des Individuums sich nicht konstatieren lässt. Siehe die nähere Nachrichten über dieses Thema bei Gallesios, Jessen und Hildebrand.

Eine interessante Perennierungsweise weisen unterschiedliche Arten der Gattung *Bambusa* und ihrer Verwandten auf. Einige von ihnen blühen alljährlich und treiben auch fortwährend aus ihren Rhizomen neue Halme. Andere blühen erst nach einigen Jahren und noch andere endlich erst nach 20—30 Jahren (*B. arundinacea*). In einem solchen Falle blüht und fruchtet ein ganzer Bambuswald zu gleicher Zeit auf einmal. Nach dem Reifwerden der Früchte stirbt aber die ganze Pflanze samt den Rhizomen ab und erfolgt dann die Erneuerung durch Samen.

Die Sträucher und Halbsträucher sind wie die Perennen in verschiedener Weise, häufig gerade so, wie die Bäume ausdauernd. Die mit einer Pfahlwurzel versehenen und zu einem, sich zu einer zusammengesetzten Krone verzweigenden Stamme emporwachsenden Bäume dürfen, wie es unrichtiger Weise geschieht, mit den perennierenden Pflanzen nicht zusammengezogen werden, denn es kommen bei ihnen bedeutende Abweichungen vor. Vor allem erneuert sich der Baum nicht als ein Ganzes aus Rhizomknospen, sondern er wächst bloss am Ende der Zweige nach und verzweigt sich sodann aus den letzteren weiter. Die Bäume kommen verhältnismässig erst in späten Jahren zur Blüte, dann aber blühen und fruchten sie (unter normalen Verhältnissen) alljährlich und erfolgt durch ihre Früchte deren weitere Vermehrung. Die Baumindividualität ist bei manchen Gattungen so genau ausgeprägt, dass es unmöglich ist, aus den Senkern der Zweige einen vollkommenen Baum aufzuziehen (so bei der Mehrzahl der Koniferen u. a.).

Eine ungewöhnliche Erscheinung in der Pflanzenwelt sind die baumartigen Typen der Amaryllidaceen *Agave*, *Fourcroya* (aus Amerika) und *Doryanthes* (aus Australien). Namentlich die zwei erstgenannten bilden grundständige Rosetten grosser, fleischiger Blätter, von denen jährlich nur eine geringe Anzahl (je nach der Gegend 3—5) zur Entwicklung gelangen.

Diese Entwicklung erfolgt lange Jahre hindurch; von *Ag. americana* L. wird gesagt, dass 100 Jahre dazu notwendig sind, daher die Bezeichnung »100jährige Aloë«. Die Zahl der Jahre ihres Alters ist je nach dem Lande verschieden und schwankt zwischen 50—100. Die älteren Individuen zeigen dann einen mehr oder weniger hohen, säulenähnlichen, mit einer Blattrosette abgeschlossenen Stamm. Zur Blütezeit kommt aus der Terminalrosette eine riesenhafte (bis 20 *m* hohe) Inflorescenz hervor, in welcher bis zu $1^1/_2$ Millionen Blüten vorhanden sind. So langsam das Wachstum des Agave- und Fourcroyastamms war, ebenso rasch dagegen ist die Entwicklung des Blütenstandes, welcher in einigen Wochen heranwächst. Wenn dann die Früchte reif geworden sind, so stirbt die ganze Pflanze bis zur Wurzel gänzlich ab. Von vielen alten Fourcroyastämmen behaupten die eingeborenen Indianer, dass sie einige hundert Jahre alt seien und bisher nicht geblüht hätten. Hier haben wir also Beispiele von zwar lange Jahre ausdauernden, aber nur einmal blühenden und fruktifizierenden Pflanzen.

Eine ganz ähnliche Erscheinung findet man auch bei einigen Palmen, denn auch hier wächst der mächtige und mit einer endständigen Rosette versehene Stamm (*Corypha, Metroxylon*) nach langen Jahren endlich in eine riesige Inflorescenz aus, nach deren Fruchtreife die ganze Pflanze eingeht.

Etwas ähnliches kehrt auch bei den orientalischen, riesigen Umbelliferen wieder. Einige Arten der Gattung *Ferula* bilden jahraus jahrein nur riesige Blätter in einer grundständigen Rosette. Dies kann 10—20 Jahre dauern, bis sich endlich aus der Blattrosette im Sommer ein riesiger Stamm emporhebt, welcher eine umfangreiche Inflorescenz entwickelt, sodann die Früchte trägt und im Herbst samt der Wurzel eingeht.

Aber auch unter den einjährigen, mehrjährigen und perennierenden Kräutern stossen wir auf Fälle, welche nicht genau unter die schon angeführten Kategorien eingereiht werden können. So geschieht es z. B. nicht selten, dass eine einjährige Pflanze zu einer zweijährigen wird. Bonnier führt mehrere solche Beispiele an, so namentlich aus alpinen Gegenden (Arenaria serpyllifolia, Poa annua, Senecio viscosus). *Diplotaxis muralis* wächst auch bei uns bald als zartes, niedriges, einjähriges Pflänzchen, bald als stattliche, bis 50 *cm* hohe, vielverzweigte Pflanze mit holziger, starker Basis (als ausdauernde Form). *Hyoscyamus niger* ist zumeist zweijährig, hie und da aber auch einjährig (H. agrestis). *Papaver Rhoeas* wird im Oriente zweijährig (P. rumelicum). Manche einjährige Arten der Gattung *Erysimum* werden im Süden und im Orient zweijährig, ja sogar ausdauernd mit grundständigen Rosetten (E. canescens). *Erythraea Centaurium* ist bald ein- bald zweijährig und manchmal auch ausdauernd. Das gleiche gilt von *Malva silvestris, rotundifolia, Medicago lupulina* u. a. (siehe die schöne Arbeit Hildebrands). Es ist selbstverständlich, dass auf diese Weise verschiedene Varietäten entstehen, welche von den Züchtern kleiner Species

leicht zu Dutzenden als neue Arten beschrieben werden könnten. Jedenfalls wären sie den sogenannten »Saisonarten« gleichwertig.

Schliesslich können auch notorische ein- oder zweijährige Pflanzen durch künstliche Kultur zu Perennen umgewandelt werden. Ich selbst habe in dieser Beziehung 5 Jahre lang Versuche mit *Nicotiana affinis* angestellt, welche ich immer im Frühjahr aus den seitlichen Basalknospen oder aus den Adventivknospen der Wurzeln erneuerte. Ähnlicherweise habe ich 4 Jahre hindurch das gemeine *Verbascum phlomoides* aus den seitlichen Basalknospen am Leben erhalten. Hieraus ist ersichtlich, wie sich wohl die Perennen aus ursprünglich einjährigen Pflanzen im Verlaufe der Zeiten allmählich entwickelt haben, denn der Urtypus der Phanerogamen war die einjährige Pflanze. Das schliessen wir aus ihrem anatomisch und morphologisch einfachen Baue.

Umgekehrt verwandeln sich wieder manche ausdauernden und baumartigen Arten, wenn sie in einem anderen Klima kultiviert werden, zu einjährigen Pflanzen. Dies ist z. B. der Fall bei dem bekannten *Ricinus communis*, welcher bei uns aus dem Samen aufkeimt, im Herbste blüht, Früchte trägt und dann abstirbt. In seiner tropischen Heimat aber wächst er als ausdauernder Baum.

Die einjährigen Pflanzen verschwinden in der alpinen Zone des Hochgebirges und in den arktischen Ländern. So finden wir in den Nordpolargegenden nur einzige einjährige Pflanze, die *Kocnigia islandica* und vielleicht noch einige Arten der Gattungen Gentiana und Pleurogyne (Warming). In den Westalpen betragen die einjährigen Pflanzen bloss 6%, in Tirol 4%. Manche, in der Ebene wachsenden, einjährigen Pflanzen haben im Gebirge perennierende Vikariatarten, so z. B. *Viola tricolor* und *Viola lutea* nebst den Verwandten, *Draba verna* und *Dr. laevigata*, *Papaver Rhoeas* und *P. alpinum*. Das Bestreben der Pflanzen, in alpinen und arktischen Gegenden zu perennieren, ist begreiflich, denn diesen Pflanzen ist oft zu ihrer Entwicklung im Sommer bloss die Zeit von 2 Monaten (Juli, August) vergönnt und oft geschieht es, dass sie nach dem Abblühen gar nicht einmal zum Reifwerden der Früchte gelangen, weil sie neuerdings zum 10monatlichen Winterschlafe von einer Schneeschicht bedeckt werden. Die Pflanze trachtet daher, statt der Früchte ausdauernde Rhizome oder überwinternde Rosetten und Knospen zu bilden, aus welchen sie sich im nächsten Jahre rasch erneuern kann.

In der alpinen und arktischen Zone verschwinden ferner gänzlich die Holzpflanzen d. h. die höheren Sträucher und Bäume. Die zu den baumartigen Gattungen gehörigen Arten verwandeln sich hier in ganz niedrige Sträuchlein, welche fast den Charakter von Kräutern aufweisen (Salix herbacea u. a., Empetrum, Cornus suecica, Betula nana u. a.). Es ist natürlich, dass die Pflanze in einer kurzen Vegetationsperiode nicht Zeit hat, Blätter, Blüten, Früchte und ausserdem noch Gewebe, aus welchen die Zweige und der Stamm an Stärke gewinnen könnten, zu produzieren. Auch

in den subarktischen und gemässigten Gegenden kann man das Verschwinden der Sträucher und Bäume in der anderen Vegetation beobachten. Wenn wir die europäische Flora auf 12000 Arten taxieren, so sind darunter bloss etwa 250 wahre Sträucher und Bäume enthalten. Dagegen ist es ein Faktum, dass die Zahl der holzigen Pflanzen in den heissen Zonen bedeutend zunimmt. Ja, die tropischen Urwälder enthalten eine Flora, welche grösstenteils bloss aus Sträuchern, Lianen und Bäumen besteht. Warming bemerkt, dass z. B. in Brasilien bei Lagoa Santa auf einer Fläche von 3 Quadratmeilen 400 Baumarten vorkommen. Warming, Engler und Walace erklären es richtig dahin, dass die Ursache dieser Erscheinung auf dem hohen geologischen Alter dieser Urwälder, auf der jahrtausendelang ungehinderten Entwicklung der dortigen Vegetation und den ungewöhnlich günstigen Lebensbedingungen derselben beruht.

Die geringe Anzahl der Bäume in der europäischen Flora wird nicht nur durch das jetzige, ziemlich rauhe Klima, sondern auch dadurch erklärt, dass durch die grimmige Eiszeit die gesamte wärmeliebende Pflanzenwelt und insbesondere der, aus der Tertiärzeit stammende Baumwuchs Europas zum Aussterben gebracht wurde. Dort, wo die vernichtende Tätigkeit der Eiszeit nicht in so hohem Grade in die Vegetationsverhältnisse der Erde eingegriffen hat, blieb bis heute eine grössere Anzahl von Bäumen erhalten (Japan, Nordamerika).

Zur Entwicklung der baumartigen Typen ist also ein günstigeres und hauptsächlich ein wärmeres Klima erforderlich. Engler macht mit Recht auf einige, in Europa verbreitete Gattungen krautartiger Pflanzen aufmerksam, welche in dem warmen Mittelmeergebiet, wo kein harter Winter mehr herrscht, sich langsam in halbstrauchige und strauchartige Arten verwandeln. Als Beispiele führen wir diesfalls an: *Brassica fruticulosa* Cyr., *B. cretica* Lm., *Dianthus arboreus* L., *D. fruticosus* L., *Bupleurum fruticosum* L., *Hypericum Androsaemum* L., *Linum arboreum* L., *Thymus capitatus* Hfg., *Th. vulgaris* L., *Potentilla fruticosa* L. Ausserdem konnten sich im Mittelmeergebiete diese Arten zumeist ununterbrochen aus der Tertiärzeit her bis zum heutigen Tage langsam entwickeln, weil die Eiszeit ihre Entwicklung nicht unterbrochen hat.

Auch aus der Phytopalaeontologie haben wir zahlreiche Belege dafür, dass die ungestörte und günstige Entwicklung der Pflanzenwelt zu der Entwicklung von Baum- und Strauchformen führt.

So, wie in den polaren und alpinen Zonen sich Strauchtypen in krautartige verwandeln, können wir auch in gemässigten Ländern die Entwicklung von krautartigen Typen aus, in den Tropen verbreiteten holzigen Typen verfolgen. Wir haben da eine ganze Reihe solcher interessanter, phylogenetisch-geographischer Beziehungen vor uns. Auch die morphologischen Eigenschaften, wie wir noch im III. Teile hören werden, beweisen, dass die holzigen, tropischen Gattungen und Arten einer und derselben Verwandtschaft älter sind, als die krautartigen des gemässigten Klimas. Wir

haben hier also einen zweifachen Entwicklungsvorgang: einmal haben sich die holzigen Typen im Verlaufe der Zeit aus krautartigen entwickelt und diese holzigen Typen verwandelten sich dann wieder neuerdings in krautartige. Sehen wir einige Parallelen zum Nachweise des eben gesagten:

Die krautartigen Gattungen der europäisch-asiatischen Familie:
der *Ranunculaceen* haben Verwandte in den Tropen i. d. Fam. der *Magnoliaceen*,
» *Papilionaceen* » » » » » » » » *Caesalpinaceen* u. *Mimosaceen*,
» *Cruciferen* » » » » » » » » *Capparidaceen*,
» *Scrophulariaceen* » » » » » » » » *Bignoniaceen*,
» *Galieen* » » » » » » » » *Rubiaceen* (Coff. Cinch.),
» *Umbelliferen* » » » » » » » » *Araliaceen*,
» *Boraginaceen* » » » » » » » » *Cordieen* u. *Ehretioideen*.

Die krautartigen Gattungen der europäisch-asiatischen Familie der *Compositen* haben Verwandte in den Tropen in den Gattungen *Baccharis*, *Senecio*, *Mutisia*, *Dendroseris*.

In ähnlicher Weise finden wir in den Tropen einige baumartige Labiaten. Die krautartigen Typen der gemässigten Länder aus der Familie der *Primulaceen* haben ihre baumartigen Verwandten in den Tropen in den Familien der *Sapotaceen*, *Ebenaceen*, *Styraceen*, *Symplocaceen* und *Myrsinaceen;* die krautartigen Arten der Gattung *Hypericum* der gemässigten Länder haben in den Tropen ihre baumartige Mutterfamilie in den *Guttiferen*. Die exotischen holzigen *Violaceen* haben in der gemässigten Zone ihren krautartigen Vertreter in der Gattung *Viola*. Die krautartigen *Sparganiaceen* haben in den Tropen einen Vertreter in der Familie der *Pandanaceen*. Das Verzeichnis solcher Vergleichungen liesse sich noch vermehren.

Aus der Phytopalaeontologie wissen wir, dass alle die angeführten holzigen Typen der Tropen zur Tertiär- und Kreidezeit in reicher Anzahl in Europa gelebt haben.

Bemerkenswert ist, dass wir tatsächlich in vielen Gattungen verwandte krautige und holzige Arten finden, was neuerdings eine Bestätigung dessen ist, dass sich die baumartigen Spezies aus den krautartigen entwickelt haben. *Sambucus Ebulus* z. B. ist krautartig, während die anderen Arten dieser Gattung holzig sind. Die Gattung *Aralia* enthält holzige und krautartige Arten. *Sophora sericea* Nut. ist krautartig, die anderen Arten der Gattung *Sophora* sind dagegen holzig. Solcher Familien, welche zugleich krautige und holzige Arten enthalten, gibt es viele (Moraceen, Rosaceen, Malpighiaceen, Euphorbiaceen u. s. w.). In der Familie der *Rhamnaceen* z. B. gibt es nicht nur holzige und krautige Gattungen und Arten, sondern sogar eine Art (Crumenaria decumbens Mrt. — Brasil.), welche einjährig ist.

Eine sehr interessante Erscheinung wurde an den Arten *Melia arguta* DC. und *M. sempervirens* Don. beobachtet, welche nach der Aufkeimung aus den Samen bloss einige Blätter entwickelten und gleich darauf normale Blüten trugen, obzwar es stattliche Bäume sind. Costerus hat dies eine pflanzliche Paedogenesis genannt. Auch *Ailanthus glandulosa* Dsf. verhält sich manchmal so. Berühmt ist in dieser Beziehung die strauchartige *Rosa indica* L., welche manchmal gleich nach der Keimung einige Blätter bildet und die Achse schon mit der Blüte abschliesst. Auch der grosse Baum *Swietenia Mahagoni* wurde schon in krautartigem Zustande beobachtet, wo der, aus dem Samen hervorgekommene Stengel nach einigen Blättern in die Inflorescenz übergeht. Ja es wurde bei *Cocos nucifera* (von Hemsley, 1905) sogar der Fall beobachtet, dass die Keimpflanze nach Entwicklung von 3 einfachen Blättern sofort in den Blütenstand trat. Diels beschreibt ebenfalls einige Fälle bei den Gattungen *Eucalyptus* und *Leptospermum*, wo die sonst baumartige Pflanze sich plötzlich in krautartiger, blühender, einfacher Form präsentiert. Dem genannten Autor zufolge ist namentlich in Australien die Gattung *Eucalyptus* in dieser Beziehung sehr veränderlich, denn neben baumartigen Formen kommen auch bei derselben Art häufig Exemplare in der Form niedriger, kleiner Sträucher vor. Diesen Fällen entspricht ebenfalls das *Leptospermum crassipes*, von dem noch die Rede sein wird.

Alle diese abnormen Erscheinungen muss man als atavistischen Rückschlag zu der ursprünglichen Form, aus welcher die jetzt lebende, holzige Pflanze sich im Verlaufe der Zeiten entwickelt hat, ansehen. Es sind dies keine monstrosen, pathologischen Abnormitäten (im Sinne Goebels), sondern höchst bemerkenswerte morphologische Erscheinungen im Leben der Pflanzenwelt überhaupt. Diese Erscheinungen können nur mit den morphologischen Abnormitäten (I. Teil, pag. 15) verglichen werden. Auch ihre Entstehung lässt sich durch biologische Faktoren nicht gut erklären.

In diese Kategorie darf man aber das frühzeitige Aufblühen der Wurzelschösslinge nicht rechnen, wie wir dasselbe häufig an den gemeinen Kirschen und Weichseln zu sehen pflegen. Das ist eine Erscheinung der vegetativen Vermehrung der Pflanzen. Den Gärtnern ist es auch gut bekannt, dass eingesetzte Ästchen der Bäume und Sträucher in Glashäusern bald nach der Bewurzelung aufblühen.

Hieher gehört auch der sogenannte Nanismus (nach Close). Viele Pflanzen erreichen nämlich ihre normalen Dimensionen und ihr normales Alter nicht und gelangen schon als zarte, hinfällige Individuen zur Blüte. Es pflegen dies häufig einjährige Pflanzen zu sein, welche nach der Aufkeimung nur einige einfache Blätter bilden und schon mit einer einfachen Blüte oder einem einfachen Blütenstande abschliessen (Bidens, Erophila, Myosotis stricta, Veronica triphyllos, Thlaspi arvense u. a. m.). Manchmal steht mit dieser Erscheinung auch eine Veränderung in dem Blütenplane

in Verbindung, wie ich darauf schon im J. 1895 bei der Gattung *Bidens* hingewiesen habe. Aber auch ausdauernde Gewächse kommen in dergleichen ärmlichen und frühzeitig blühenden Formen vor. Die Ursache davon sind lediglich biologische Umstände (das Licht, die Trockenheit, ungenügende Ernährung, ein unpassendes Substrat u. s. w.). Den Floristen geben solche Formen nicht selten Anlass zur Beschreibung neuer Varietäten. Sie haben aber keinen Anspruch auf den Namen von Varietäten (ebensowenig wie die »Saisonarten«), weil ihnen die Rassenkonstanz und geographische Verbreitung abgeht. Es sind dies an Zeit und Ort gebundene biologische Erscheinungen.

Die obenerwähnte Erkenntnis ist aber von Bedeutung für die Beurteilung der phylogenetischen Entwicklung der Pflanzentypen überhaupt. Die ersten Typen der Phanerogamen waren offenbar auch krautartig. Es bedurfte dann einer unendlich langen Zeit, bevor sich aus ihnen baumartige Typen entwickelt haben. Wir können daher daraus schliessen, dass die baumartigen *Equisetaceen* (Calamiten), *Sigillariaceen* und *Lepidodendraceen* in der Carbonzeit eine lange Zeit ungestörter Entwicklung aus den ursprünglichen krautartigen Typen voraussetzen. Und wenn sie schon im Devon und Silur vorkommen, so muss angenommen werden, dass die ersten Typen der krautartigen Gefässkryptogamen in ferne Vorzeiten zurückreichen, von deren Vegetation wir überhaupt gar nichts wissen. Hieraus geht auch hervor, wie ungenügend bisher unsere Kenntnisse des ersten terrestren Pflanzenkleids unserer Erde sind.

Wenn dikotyle, angiosperme Bäume erst in der Kreidezeit vorkommen, so kann man mit Recht vermuten, dass ihre krautartigen Vorfahren schon lange vor der Kreidezeit gelebt haben — sicherlich schon im Carbon; aber weil ihre krautartige Konsistenz zur Erhaltung sich nicht eignete, so wurden bisher Spuren derselben nicht gefunden.

Am bemerkenswertesten sind in dieser Beziehung die *Koniferen*, welche, wie bekannt, jetzt bloss holzige Typen aufweisen und schon im Perm erscheinen und zwar in den jetzt lebenden ähnlichen Typen. Es ist unmöglich, dass die ersten Ureltern der Koniferen hätten schon holzig sein können. Dem widerstreiten alle schon oben angeführten Momente. Aber welche Gestalt jene Koniferenpflanzen ursprünglich hatten, welchen anderen Typen im Systeme sie ähnlich waren und wann sie sich in der Entwicklung befanden — davon haben wir wieder keine Ahnung. Aus dem Umstande jedoch, dass sie in der rezenten Zeit keine krautartigen Verwandten aufweisen, können wir den Schluss ziehen, dass ihr Alter ein sehr hohes ist.

c) Die Verzweigung der Achsen.

In der Blattachsel entwickelt sich an der Achse bei den Phanerogamen in der Regel die Knospe. Die vollständige Abortierung der Achselknospe

(ausser dem Gebiete der Blüte) ist, wie wir noch hören werden, eine grosse Seltenheit. Die Entwicklung der Achselknospe ist also eine gesetzliche Eigenschaft der Phanerogamen und lässt sich dies mit der Anaphytosentheorie in Zusammenhang bringen, wovon wir auch schon Erwähnung taten. Die Blattachsel enthält eigentlich immer lebendes Meristem, aus welchem das Achsenglied wie aus dem Vegetationsgipfel neue Glieder oder neue Achsen zu erzeugen vermag. Čelakovský war der erste, welcher schon im J. 1875 bei der Entstehung der Seitenorgane unterhalb des Achsengipfels auf den Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Anaphytosentheorie aufmerksam gemacht hat.

Nach der bereits dargelegten Theorie bringt immer ein Achsenglied das folgende hervor; aus diesen Gliedern formt sich dann die Achse, deren Seitenblätter die einzelnen Glieder andeuten. Dies erfolgt im Keimstadium tatsächlich, später setzen wir es theoretisch voraus. Das Blatt ist bloss ein sekundär oder nachträglich aus dem Gipfel des Anaphyts aufgewachsenes Organ. Die Gipfeltätigkeit des Anaphyts hört aber mit der Hervorbringung des folgenden Anaphyts nicht auf, sondern dauert fort, indem aus derselben das erste Glied der Axillarknospe zustande kommt. Dieses erste Glied behauptet sich bei den Monokotylen als adossiertes Blatt oder Schuppe (Phyllom), bei den Dikotylen als erstes transversales Blatt oder als erste zwei transversale Schuppen (α, β), wenn dieselben gegenständig sind.

Manchmal dauert die Tätigkeit des Achselgipfels bei den Anaphyten noch weiter und werden dadurch weitere Knospen (sogenannte Serialknospen) hervorgebracht. Auf diese Weise wird die Achseltätigkeit des Anaphyts der des Achsengipfels ähnlich.

Bei den Monokotylen erscheint manchmal nicht bloss eine, sondern mehrere in gleicher Weise orientierte Knospen nebeneinander, welche kollaterale Knospen genannt werden. Dies können wir uns so vorstellen, dass das in Tätigkeit begriffene Meristem infolge der auf den ganzen Umfang der Achse ausgedehnten Blattinsertion sich ebenfalls auf eine grössere Breite erstreckt hat und so fähig geworden ist, mehreren Knospen die Anlage zu geben

Die Achselknospe entwickelt sich in der ersten Jugend im Hinblicke auf das Stützblatt sehr verschiedenartig (Warming). Einmal entsteht sie mit ihrem Blatte gleichzeitig, scheinbar aus derselben Anlage, ein andermal bleibt sie hinter dem Blatte zurück, ein drittesmal entwickelt sich das Stützblatt viel später als die Knospe. Diese Variationen beweisen wieder am besten, dass die Entwicklung in der Jugend über den Zusammenhang und die morphologische Bedeutung der Organe nichts entscheiden kann. Es geschieht oft, dass die in der Achsel angelegte Knospe durch das Längenwachstum der Achse mehr oder weniger hoch über die Achsel gerät. Es ist dies so, als wenn sie durch die Achse aus der Achsel herausgezogen worden wäre, wovon nicht selten der Umstand zeugt, dass

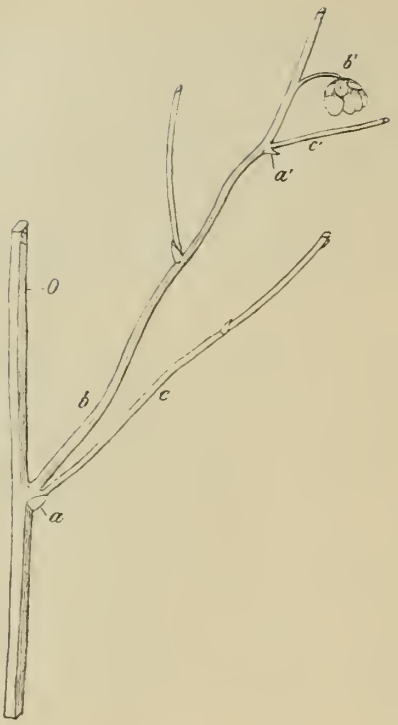


Fig. 378. **Pachynema junceum.** Die Blüte (b') ist hoch auf die Mutterachse verschoben; a, a') Stützbrakteen, c, c') Serialsprosse. (Original.)

Fig. 379. **Pavia rubra** Mch. In der Blattachsel (a) rücken die Knospen auf die Achse (i) hoch hinauf. Bei b, c) normaler Zustand. (Original.)

unterhalb der Knospe sich eine herablaufende Leiste befindet. Aber manchmal ist von einer solchen Leiste keine Spur vorhanden. Für diese Erscheinung können im normalen Zustande viele Beweise angeführt werden (Gleditschia, Pterocarya, Ruta, Juglans regia, Aralia spinosa, Heptapleurum venulosum, Myristica fragrans u. a.). Häufig pflegt diese Erscheinung mit der Entwicklung der Serialknospen in Verbindung zu stehen. So sehen wir dies z. B. bei *Pachynema junceum* Bnth. (Dilleniac. — Austral., Fig. 378), wo die Blüte *(b')* aus der Achsel hoch auf die Mutterachse *(b)* hinaufgerückt ist. Unterhalb der Blüte kommt dann der Serialzweig *(c')*, sowie unter der Achse *(b)* der Zweig *(c)* zum Vorschein.

Als abnormen Fall führen wir *Pavia rubra* Mch. (Fig. 379) an, wo aus der Achsel der abgefallenen gegenständigen Blätter *(a)* eine Knospe mehr, die andere weniger hoch an der Mutterachse hinaufgerückt ist. In den Blattachseln *(b, c)* aber sitzen die Knospen normal, gleich an der Basis

der Blattstielinsertion. Ich erkläre dies hier dahin, dass nur durch das ungewöhnlich rasche und üppige Wachstum der Achse (es ist dies ein Schössling aus dem Stamme) die Knospen gleichsam aus der Achsel herausgezogen wurden.

Die Verschiebung der Achselknospen oder Zweige an der Mutterachse hat manchmal einen solchen Anschein, als ob die Axillarachse mit der Mutterachse verwachsen würde, denn manchmal sehen wir genau, wie tatsächlich der Tochterzweig sich von der Mutterachse abteilt und wie die Furchen deutlich an den Seiten ihrer Insertion bis in die Achsel des Stützblattes herablaufen. Ein schönes Beispiel haben wir an der gemeinen *Anchusa officinalis*. Dieses Anwachsen der Tochterachsen an die Mutterachsen geht manchmal sehr hoch hinauf. Da nun in den Blattachseln der Tochterachse abermals eine Tochterachse entsteht und diese neuerdings mit der vorangehenden zusammenwächst, so entstehen sehr zusammengesetzte Sympodien, wie wir dies noch eingehend an Beispielen darlegen werden. Es pflegen dies ganze Familien zu sein, wo eine derartige Zusammenwachsung und Verschiebung der Achsen regelmässig vorkommt (so bei den Apocynaceen, Asclepiadaceen, Solanaceen, Boraginaceen usw.).

Fig. 380. **Cryptostegia grandiflora**, Keimpflanze; c) Kotylen, a) Hypokotyl, b) die auf die Achse hinaufgerückten Axillarknospen. (Original).

Fig. 381. Schema der Anwachsung der Blütenstiele an die Mutterachse. (Nach Koehne, Engl. Fam.).

Wenn diese angewachsene Tochterachse eine Blüte oder ein Blütenstand ist und wenn der letztere wo immer ausser dem Blatte aus der Achse entspringt, so entstehen die sogenannten extraaxillaren Inflorescenzen (oder auch Ranken u. a.), welche den Ontogenetikern schon so viele Sorgen verursacht haben.

Dass es sich da um ein blosses Zusammenwachsen und eine Verschiebung der Axillarachsen handelt, können wir auch noch schön an der abgebildeten *Cryptostegia grandiflora* R. Br. sehen, welche in die Familie der Asclepiadaceen gehört, wo das Anwachsen der Achsen allgemein erfolgt. Hier erblicken wir, dass schon an der Keimpflanze (Fig. 380) an dem ersten Gliede ausser den Blättern zwei Knospen *(b)* erscheinen, von deren Basen deutliche Furchen in die Achsel der Keimblätter herablaufen, so dass niemand im Zweifel

Fig. 382. **Sparganium simplex** Huds. o) Hauptachse, a—e) Stützblätter; die Köpfchenstiele wachsen der Hauptachse allmählich an. (Original.)

darüber sein kann, dass diese Knospen zu den Keimblättern gehören und dass daher von keinen extraaxillaren Achsen die Rede sein kann. Und Cryptostegia ist eine Asclepiadacee, bei welcher auch im erwachsenen Zustande extraaxillare Achsen und Blüten vorkommen. Gegen diese Aufklärung könnten wohl selbst die Ontogenetiker nichts einwenden. Auch die Blüten der Gattung *Cuphea* (Fig. 381) kommen zwar aus den Blattachseln hervor, aber wachsen der Mutterachse so an, dass sie mit ihrem Stiele bis zwischen den Blättern des nachfolgenden Paares erscheinen.

An der Inflorescenz von *Sparganium simplex* (Fig. 382) sehen wir schön, wie das Anwachsen oder die Verschiebung der Axillarblattstiele an der Mutterachse tatsächlich erfolgt. Das weibliche Blütenköpfchen, welches aus der Achsel der Braktee herauswächst (*a*), ist ganz frei, in der Achsel (*b*) aber ist es bereits einigermassen an die Achse (*o*) angewachsen — bisher sieht man aber noch immer gut, dass der, zum Stiele gehörige Teil angewachsen ist. In der Achsel (*c*) ist der Blattstiel ganz an die Achse angewachsen, aber doch noch durch eine beiderseitige Furche von der Achse (*o*) markiert. Bei (*d*) jedoch ist das männliche Blütenknöpfchen mit der Achse (*o*) durch seinen Stiel so verschmolzen, dass es gar nicht mehr zu erkennen ist, dass er angewachsen wäre.

Wenn sich die Achselknospe auf die Mutterachse aus der Achsel verschiebt, so sehen wir manchmal schon äusserlich (wie eben dargestellt worden ist), dass beide zusammenfliessen; in solchen Fällen pflegt auch die Differenzierung der Gefässbündel im Inneren der verschmolzenen Achsen sichtbar zu sein, da die einen in die Achselknospe aus der Achsel, unabhängig von den Gefässbündeln in der Mutterachse hineinlaufen. Anderwärts aber, hauptsächlich, wenn die Verschmelzung der Knospe mit der Achse von aussen nicht deutlich sichtbar ist, gibt es auch im Innern kein

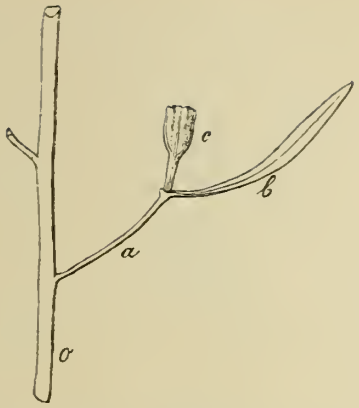


Fig. 383. **Thesium ebracteatum** Hay. Die Stützbraktee (b) ist bis unter die Blüte (c) auf dem Blütenstiele verschoben. (Original.)

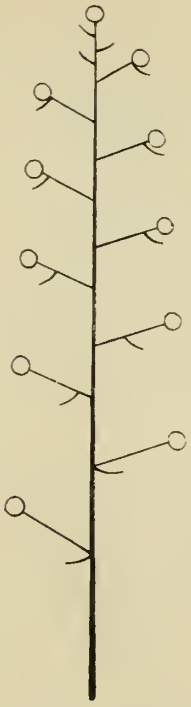


Fig. 384. **Monotropa Hypopitys.** Schema der Inflorescenz; die Brakteen verschieben sich auf die Blütenstiele. (Original.)

besonderes Gefässbündel und verhält sich die Mutterachse so, als ob die Knospe tatsächlich an der Mutterachse hervortrete. Hieraus ist zu ersehen, dass die Anatomie keine Bedeutung für die Existenz irgendwelcher Organe hat.

Wie sich die Achselknospen auf die Mutterachse verschieben, ebenso erfolgt anderwärts eine solche Verschiebung der Stützblätter auf die Axillarachse. Beispiele dafür haben wir abermals genug. Es sind dies namentlich die Blütenstiele, welche mit ihrer Braktee hoch hinauf zusammenwachsen. So bei *Thesium* (Fig. 383), *Samolus Valerandi*, *Monotropa Hypopitys*, *Loranthus, Dombeya cannabina*, *Theobroma* u. s. w. Ein besonders belehrendes Beispiel bietet in dieser Beziehung *Monotropa Hypopitys* (Fig. 384.) Hier kommen die gestielten Blüten in der unteren Partie der Traube dicht aus den Achseln der Stützbracteen hervor. Je höher in der Traube aber, desto mehr verschiebt sich die Bractee auf den Blütenstiel, bis sie schliesslich unmittelbar unter der Basis der Blüte zum Vorschein kommt. Hier können wir sicherlich nicht daran zweifeln, dass die Verschiebung der Blätter auf die Achsen tatsächlich erfolgt.

Den sonderbarsten Fall haben wir an den Rhizomen der Gattungen *Nuphar* und *Nymphaea*. Diese Rhizome sind fast handdick, fleischig, mit deutlichen Blattnarben der abgefallenen Blätter markiert. Die regelmässige, parastichische Anordnung der Blattnarben lässt sich gut verfolgen. Aber zwischen den Blättern finden wir hie und da statt einer Blattnarbe eine runde Narbe nach einem abgefallenen Blütenstiel. Unterhalb desselben befindet sich jedoch keine Stützbarbe und dennoch ist die Blütennarbe in die Blattparastichen, ohne ihre Anordnung zu stören, eingereiht. Es ist

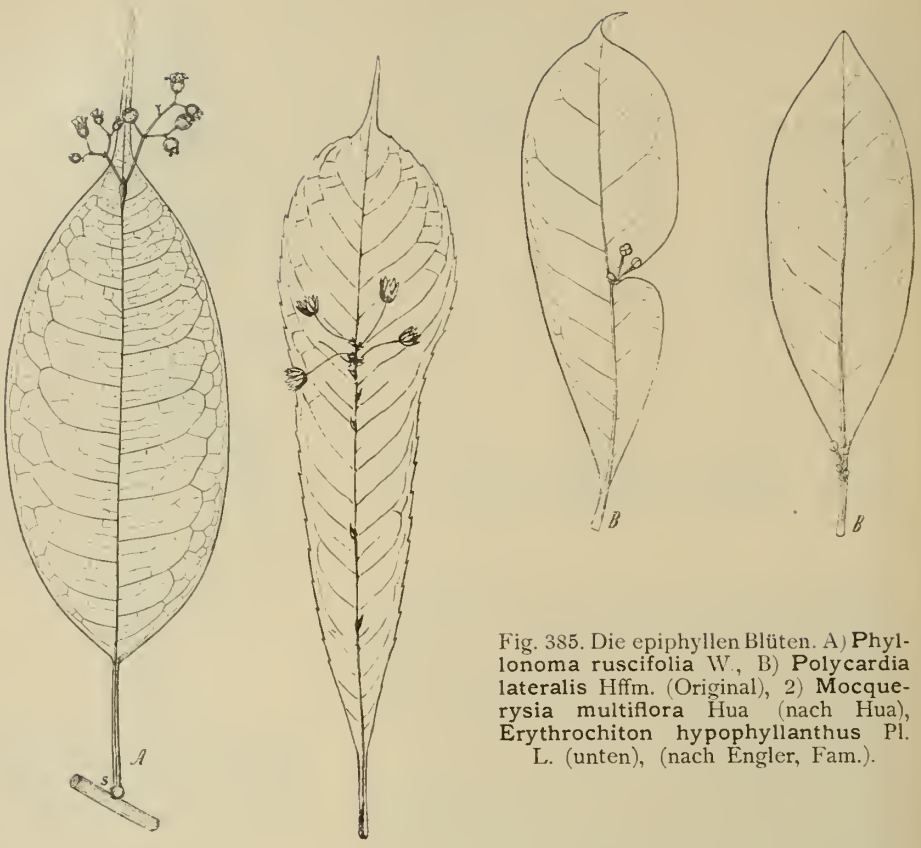
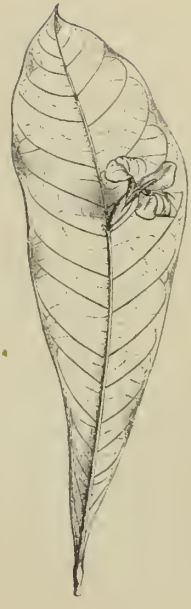


Fig. 385. Die epiphyllen Blüten. A) **Phyllonoma ruscifolia** W., B) **Polycardia lateralis** Hffm. (Original), 2) **Mocquerysia multiflora** Hua (nach Hua), **Erythrochiton hypophyllanthus** Pl. L. (unten), (nach Engler, Fam.).



geradeso, als ob statt eines Blatts eine Blüte stehen würde. Die Sache wird von den Autoren dahin erklärt, dass der Blütenstiel mit dem Stützblatte vollkommen in eins zusammengewachsen ist und dass so das Blatt erst unterhalb, recte an der Blüte selbst als eines der vier grünen Perigonblätter gelangt ist. Einige bekannte abnorme Fälle bestätigen dies in dem Sinne, dass tatsächlich jenes grünes Perigonblatt von der Blüte tief auf den Stiel herunter verschoben zu sein pflegt. Dass dieses sonderbare Zusammenwachsen des Blütenstiels mit dem Blatte erfolgt, können wir uns dadurch erklären, dass hiedurch der Blüte zwischen den grossen Blattanlagen an dem runden Rhizom mehr Platz geboten ist.

Hier ist es endlich angezeigt, auch einige Worte über die sogenannten Epiphyllblüten zu sagen. Es gibt in verschiedenen Verwandtschaften einige Pflanzen, welche an den Blättern einfache oder in Bündel verbundene, gewöhnlich der cymosen Zusammenstellung entsprechende Blüten tragen. Seit langem ist in dieser Be-

ziehung die *Helwingia ruscifolia* Willd. (Cornac.) bekannt, welcher sich die Gattung *Phyllonoma* (Dulongia) aus der Familie der Saxifragaceen in zwei Arten, dann die Gattung *Polycardia* aus der Familie der Celastraceen in 4 Arten, ferner die Gattung *Phyllobotryum* aus der Familie der Flacourtiaceen in 2 Arten, endlich *Phylloclinium paradoxum* Bail. (Bixac.) und *Mocquerysia multiflora* Hua (Bixac.) zugesellen. Alle diese Arten tragen die Blüten an der Blattoberseite, während *Erythrochiton hypophyllanthus* Planch. Linden. die Blüten an der Blattunterseite angewachsen hat.

Von den hier angeführten Pflanzen hatte ich Gelegenheit, in lebendem Zustande bloss die Gattung *Helwingia* zu beobachten, deren Analyse ich in der Fig. 9—11, Taf. V. bringe. An getrocknetem Herbarmaterial habe ich die Arten *Polycardia lateralis* O. Hoffm. (aus Madagaskar) und *Phyllonoma ruscifolia* Willd. (aus Brasilien) untersucht.

Die Ansichten über das Verhältnis der Blüten zu dem Blatte, welchem sie aufsitzen, dann zur Achse, an welcher dieses Blatt sitzt, sind bei der Mehrzahl der Autoren im ganzen darin übereinstimmend, dass die Blütenknospen sich aus der Blattachsel auf das Stützblatt verschoben haben. Den Fall bei *Erythrochiton hypophyllanthus* legt Planchon in der Weise aus, dass die, ursprünglich in der Blattachsel angelegte Inflorescenz an die Mutterachse so hoch angewachsen ist, dass sie dann wieder an die Unterseite des oberhalb stehenden Blatts anwuchs, was zur Folge hatte, dass die Blüten an der Hauptrippe der Blattunterseite erschienen (Fig. 385).

Cas. De Candolle gelangt in seiner Abhandlung über die Epiphyllblüten zu dem Schlusse, dass diese Blüten ein Bestandteil oder Erzeugnis des Blatts selbst sind und dass man sie nicht in die Blattachsel hinabführen darf, weil sowohl die Entwicklung in der Jugend als auch die anatomischen Verhältnisse (die Durchschnitte des Blattstiels unterhalb der Blüten) nicht dafür sprechen. Diese Auslegung ist allerdings absolut unrichtig, denn die Entwicklung in der Jugend entscheidet hier gar nichts und die Anatomie steht überhaupt nur in seltenen Fällen mit den morphologischen Fakten im Einklang.*) Wenn De Candolle recht haben sollte, so müssten wir allerdings alle oben angeführten Epiphyllblüten als Adventivknospen ansehen.

Die Sache ist aber nur zu einfach und leicht erklärlich. Betrachten wir z. B. nur die abgebildete *Helwingia*. Die holzigen Zweige endigen mit spiralig angeordneten Blättern, von denen die unteren an der Bauchseite am Hauptnerv, etwa in der Mitte ein Blütenbüschel tragen. Die oberen Blätter besitzen keine Blüten, stimmen aber fast mit den vorigen in jeder Beziehung überein und zeigen wie diese an der Basis an den Blattstielseiten kleine Nebenblätter in Gestalt zerteilter Wimpern (*p*). In den Achseln der

*) Diesmal sind unsere Auseinandersetzungen mit jenen Goebels vollkommen übereinstimmend, insbesondere pflichten wir seinen Bemerkungen auf S. 621 vollinhaltlich bei.

blütenlosen Blätter sitzen Innovationsknospen, wie wir dieselben bei *n* in der Achsel der vorjährigen Blätter sehen. Diese Knospen haben die ersten Schuppen transversal gestellt. Das Blütenbüschel ist im wesentlichen ein Dichasium. In der Achsel desselben blütentragenden Blatts sitzt eine Knospe (*s*), welche in jeder Beziehung den Knospen *n* ähnlich ist. Es ist dies eine Serialknospe im Hinblicke auf die erste Blüte des Blütenbüschels.

Dass wir das Blütenbüschel als eine Achselknospe, welche sich auf das Blatt verschoben hat, ansehen müssen, beweisen uns am besten die Niederblätter (*b*), an welchen gleichfalls ein dreiblütiges Büschel sitzt. Häufig gelangt bloss eine Blüte zur Entwicklung, welche an den Seiten deutliche Transversalschüppchen (α, β) trägt und unter welcher ein dicker, hervortretender Blütenstiel (*a*) in die Achsel verläuft. Hier ist also kein Zweifel, dass der Stiel der Inflorescenz an das Niederblatt angewachsen ist. Dieses Niederblatt ist nun den grünen, blütentragenden Blättern homolog. Übrigens kann man auch an den Seiten des Blütenbüschels am Laubblatte manchmal deutlich ganz kleine Schüppchen (α, β), ja zuweilen auch (α', β') beobachten, so dass man hier dasselbe sieht, was uns die Wirklichkeit bei *b* bietet. Die Schüppchen (α, β) müssen freilich immer an den Seiten der Inflorescenz stehen, weil es die ersten, transversalen Phyllome der Achselknospe sind, ebenso, wie es mit den Knospen *n* der Fall ist. Also schon diese Orientierung (α, β) beweist, dass das Blütenbüschel eine Achselknospe ist. Wenn es sich um eine nur zufällig auf das Blatt gelangte (Adventiv-) Knospe handeln würde, so wären die ersten Schuppen auf demselben nicht so regelmässig gestellt.

Phyllonoma ruscifolia (Fig. 385) besitzt lang zugespitzte Blätter und gerade unter ihrer Spitze, wieder an der Hauptrippe, ein Blütenbündelchen. Auch hier konnte ich konstatieren, dass dieses Bündelchen mit den ersten Transversalschuppen (α, β) beginnt, was also eine ähnliche Bedeutung hat, wie bei dem früher angeführten Beispiel. Gewöhnlich aber pflegen derartiger Bündelchen zwei hintereinander vorhanden zu sein, was offenbar zwei Serialknospen entspricht, denn sie sind beide zu der Mutterachse gleich orientiert. An der Basis des Blattstiels sind zwei rundliche Blätter, was am besten beweist, dass das blütentragende ein wahres Blatt ist.

Noch besser wird uns diese Sache durch die *Polycardia lateralis* (Fig. 385) veranschaulicht. Hier sitzen die Blütenbündelchen wiederum an der Hauptrippe, aber das Blatt ist auf der einen Seite immer bis zur Rippe ausgeschnitten. Auch hier kann man gut zwei transversale Schuppen (α, β) sehen. Dann und wann kommen aber auch Fälle vor, wo das Blütenbündelchen bis zur Basis der Spreite (*B*) oder wohl gar bis zur Basis des Blattstiels herabsteigt. Hieraus ist ersichtlich, dass da eine normale Achselknospe vorhanden ist, welche aus der Achsel bis hoch auf die Spreite hinaufgerückt worden ist. Auch hier sitzt noch an der Basis selbst eine zweite (Serial-) Knospe. Diese Erklärung wird schliesslich auch noch

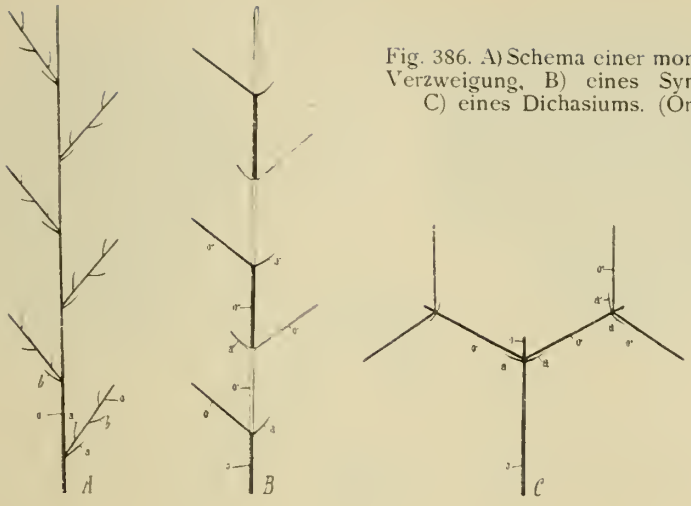


Fig. 386. A) Schema einer monopodialen Verzweigung, B) eines Sympodiums, C) eines Dichasiums. (Original.)

von der Art *P. libera* O. Hoffm. bestätigt, welche überhaupt nur eine freie, an das Blatt nicht angewachsene Knospe in der Achsel trägt.

Die Gattung *Macquerysia* (Fig. 385) zeigt an der Mittelrippe reihenweise obereinander mehrere Blütenbündelchen oder einzelne Blüten. Es werden dies aber gewiss durchweg Serialknospen sein.

Die Gattung *Chailletia* DC. trägt bei einigen Arten eine verzweigte Inflorescenz, welche bloss mit dem Blattstiel verwachsen ist, ohne dass dieselbe auf die Blattspreite hinauftreten würde.

Phyllobotrium spathulatum Müll. trägt nach Oliver (Hook. Ic.) Blütenbündelchen längs der ganzen Mittelrippe reihenweise hintereinander. Diese Stellung wird man gleichfalls als Serialknospen auffassen müssen.

De Candolle führt ferner als Epiphyllpflanzen nachstehende an: *Stephanodium peruvianum* Poepp., *Peperomia foliiflora* R. Pav., *P. Haenkeana* Opiz, *Leptaulus Daphnoides* Bnth.*)

Eine auf das vegetative Blatt aus der Achsel hoch hinaufverschobene Blüte besitzt übrigens auch *Malvastrum pedicullariifolium* Wedde (Amerika). Ebenso ist bei *Cneorum pulverulentum* Vent. das Blütenbüschel deutlich auf die Blattbasis verschoben. Die weibliche Blüte der *Dobinea vulgaris* Ham. (Anacard.) ist endlich auch hoch auf das Stützblatt gerückt.

Nachdem wir uns bereits hinreichend mit der Entstehung der Achselknospen beschäftigt haben, so wollen wir jetzt unsere Aufmerksamkeit

*) Die *Begonien* aus der Verwandtschaft der B. prolifera, B. paleacea, B. sinuata, sowie die B. Ameliae bilden nur ein einziges, grosses, grünes Laubblatt, aus dessen Basis an der Hauptrippe ein Blütenstand hervorkommt, so dass das Ganze dasselbe Bild darbietet wie Streptocarpus Wendlandii (s. Warburg in Engl. Fam. III, 6a, Duchartre, Bull, soc. botan. 1886). Aus den Bemerkungen der Autoren bin ich jedoch nicht imstande zu beurteilen, welchen Ursprungs diese »epiphyllen« Blüten wären.

der Beobachtung der, aus eben angelegten Seitenknospen aufwachsenden Zweige zuwenden. Wenn die Achselzweige dauernd in der seitlichen Lage verharren und die immerwährend neue und neue Seitenzweige hervorbringende Mutterachse in ihrer Richtung weiterwächst, so entsteht das sogenannte Monopodium (Fig. 386, A). Wenn der Achselzweig erstarkt und sich, ihre Verlängerung nachahmend, in die Richtung der Mutterachse stellt, wobei der Oberteil der Mutterachse zur Seite gedrückt wird, so entsteht das Sympodium (Fig. 386, B). Von diesen beiden morphologischen Begriffen muss die Dichotomie, mit welcher wir uns schon wiederholt beschäftigt haben, gut unterschieden werden. Die Dichotomie ist entschieden der älteste Typus der Verzweigung im Pflanzenreiche, denn in der Dichotomie bringt bloss ein Anaphyt den anderen hervor, seine Tätigkeit hört aber auf, indem er nichts weiter, also auch keine Seitenachse zutage fördert. Die entwickelten Anaphyten sind hier gewissermassen abgetötet und erinnern an den Urtypus der Anaphyten, an das Sporogon der Laubmose, welches nach seiner Entwicklung ebenfalls nichts mehr erzeugt — auch keinen weiteren Anaphyten. Weil das vegetative Leben bei den Phanerogamen in die Anaphyten übertragen ist, so hat sich in ihnen das Bestreben erweckt, sich weiter zu vermehren und nicht bloss ein individuelles, sondern ein rassliches Leben zu erhalten, deshalb haben die Anaphyten ihre Meristemgipfel bewahrt, aus welchen so reichlich neue Achsen entstehen. Die Dichotomie ist der ausschliessliche Charakter der Kryptogamen, während sie bei den Phanerogamen überhaupt nicht vorkommt.*)

Warming führt in seiner trefflichen Monographie der Podostemonaceen auch an, dass sich die Stengel einiger Arten dieser Familie dichotomisch verzweigen und behauptet sogar, dass ober den Winkel der Dichotomie ein Blatt fällt (z. B. bei Mniopsis Glozioviana oder Podostemon Mülleri). Ich war nicht in der Lage, diese Sache selbst zu untersuchen, aber aus den eigenen Bemerkungen Warmings geht hervor, dass seine Ansicht irrig ist und dass es sich hier um eine wahre Dichotomie (wie sie z. B. bei der Gattung Selaginella vorhanden ist) nicht handeln kann. Der Autor selbst sagt, dass die Achselknospe (!) stets seitwärts an der Basis der Blattstielscheide entsteht — sie wurde also infolge des dorsiventralen Wachstums der Achse aus der Mediane auf der äussere Seite der Achse gedrückt. Dadurch geschieht es auch, dass der aufgewachsene Seitenzweig sich stark seitwärts abbiegt und dass das Blatt, aus dessen Achsel der Seitenzweig hervorgekommen ist, fast senkrecht oberhalb des Winkels steht, welchen die Mutter- und Tochterachse einschliessen. Auf der Abbildung 18 hat Warming (Monogr. III. Tab. XVII) einen verzweigten

*) Alle bisher angeführten normalen Fälle der Dichotomie bei den Phanerogamen entpuppten sich als falsch aufgefasste Formen der Monopodien oder Sympodien. Abnorme Fälle (die Ranken von Vitis, die männlichen Blüten von Sequoia u. a.) sind bisher noch nicht genügend erforscht und konstatiert.

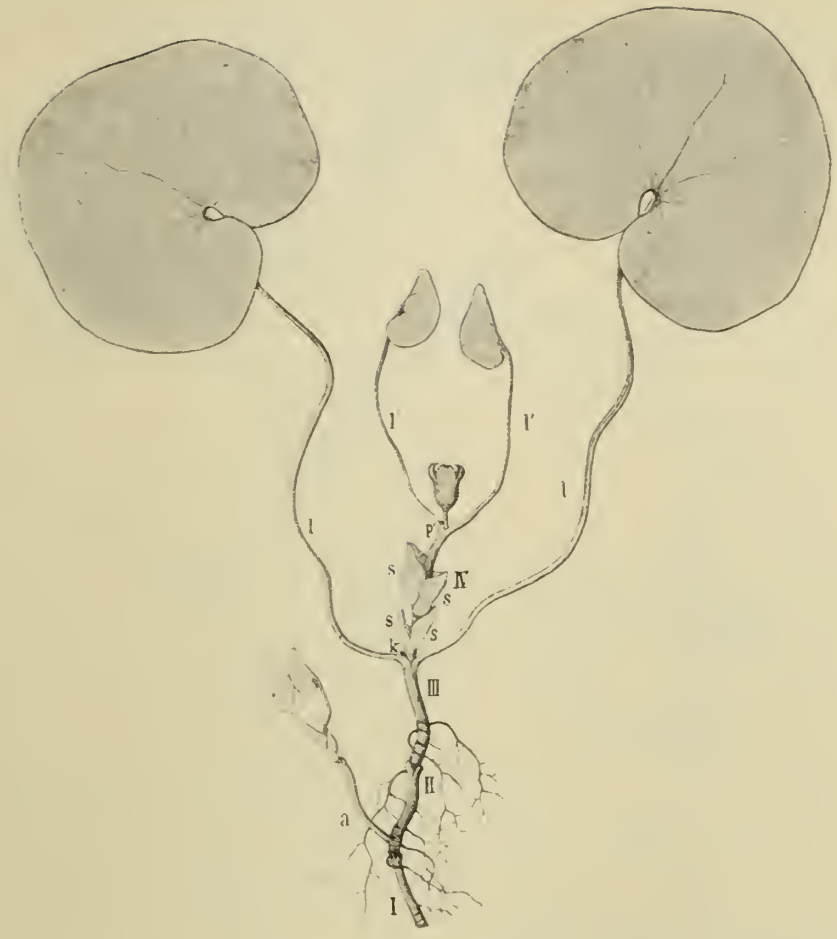


Fig. 387. **Asarum europaeum** L. Sympodiale Sprossverkettung; l) Laubblätter, s) Schuppen, k) endständige Blüte, a) Seitenzweig, p') Innovationsknospe, I—IV) Glieder der nacheinander folgenden Jahre. (Original.)

Stengel der Gattung *Podostemon Galvonis* gezeichnet, an welchem wir auch aus der (zweireihigen) Anordnung der Blätter an der Achse ersehen können, dass die Seitenzweige aus der Achsel des nächsten Blatts entstehen.

Das Monopodium erhält eine eigene Form, wenn die Seitenzweige gegenständig sind und wenn sie hoch über die Mutterachse hinauswachsen. In einem solchen Falle nennen wir das Monopodium ein cymoses (Fig. 386, C). Weitere Variationen der monopodialen Verzweigung werden wir bei der Darlegung der Inflorescenz im III. Teile kennen lernen.

Die sympodiale Sprossverkettung kann noch mit der Zusammenwachsung der Tochterglieder mit den Muttergliedern und schliesslich auch mit der Entwicklung der Serialachsen kombiniert werden, wodurch manch-

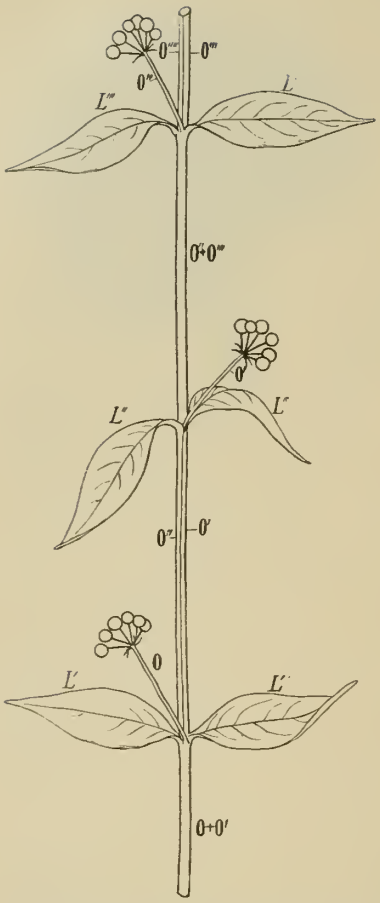


Fig. 388. **Vincetoxicum officinale.** Sympodiale Sprossverkettung. (Original.)

mal sehr komplicierte Fälle entstehen, wie wir sogleich an einigen Beispielen sehen werden.

Ein einfaches Beispiel eines Sympodiums stellt uns das gemeine *Asarum europaeum* L. (Fig. 387) vor. Ein Sprossglied besteht hier aus 4 häutigen Niederblättern (*s*), zwei genäherten Laubblättern mit nierenförmiger Spreite (*l'*) in zwei Reihen und einer endständigen Blüte. In der Achsel des oberen der beiden Blätter zeigt sich eine Innovationsknospe (*p'*), aus welcher im nächsten Jahre ein neues Sprossglied mit denselben Bestandteilen aufwächst. Dieses stellt sich dann als eine Fortsetzung des vorjährigen Sprossglieds dar. So sind die grossen Blätter (*l*) ein Bestandteil des vorjährigen Gliedes, welches Narben nach den vorjährigen Schuppen und der vorjährigen Blüte (*k*) zeigt. Aus der Achsel irgend einer älteren Schuppe wachsen dann neue Zweige (*a*). Weil auf diese Weise alle Bestandteile sich alljährlich wiederholen, so können wir nach den Narben der abgefallenen Blätter und Schuppen leicht das Alter des ganzen sympodialen Rhizoms abschätzen. Das von uns abgebildete Exemplar z. B. ist vierjährig.

Ein anderes Beispiel haben wir an den blühenden Stengeln von *Vincetoxicum officinale* (Fig. 388). Hier endigt die Achse (*O*) mit einer gestielten Inflorescenz, welche extraaxillar zwischen zwei gegenständigen, der Achse (*O'*) angehörigen Blätter (*L'*) hervorkommt. Diese Achse (*O'*) ist mit einer Inflorescenz zwischen den Blättern (*L''*) abgeschlossen. Aus der Achsel des Blattes (*L'*) an der Achse (*O'*) wächst nun die Tochterachse (*O''*), welche mit einer Inflorescenz zwischen den Blättern (*L'''*) endigt. Diese Tochterachse (*O''*) trägt gegenständige Blätter (*L''*) und ist mit der Mutterachse (*O'*) und der Tochterachse (*O'''*) zusammengewachsen. In der Achsel des Blattes (*L''*) an der Achse (*O''*) wächst nämlich eine neue Tochterachse (*O'''*), welche ein Paar Blätter (*L'''*) trägt, allein diese Achse (*O'''*) verwächst abermals mit ihrer Mutterachse. In der Achsel des Blattes (*L'''*) wächst an der Achse (*O'''*) eine weitere Achse (*O''''*) auf usw. Hier haben wir also nicht nur ein Sympodium, sondern auch eine Ver-

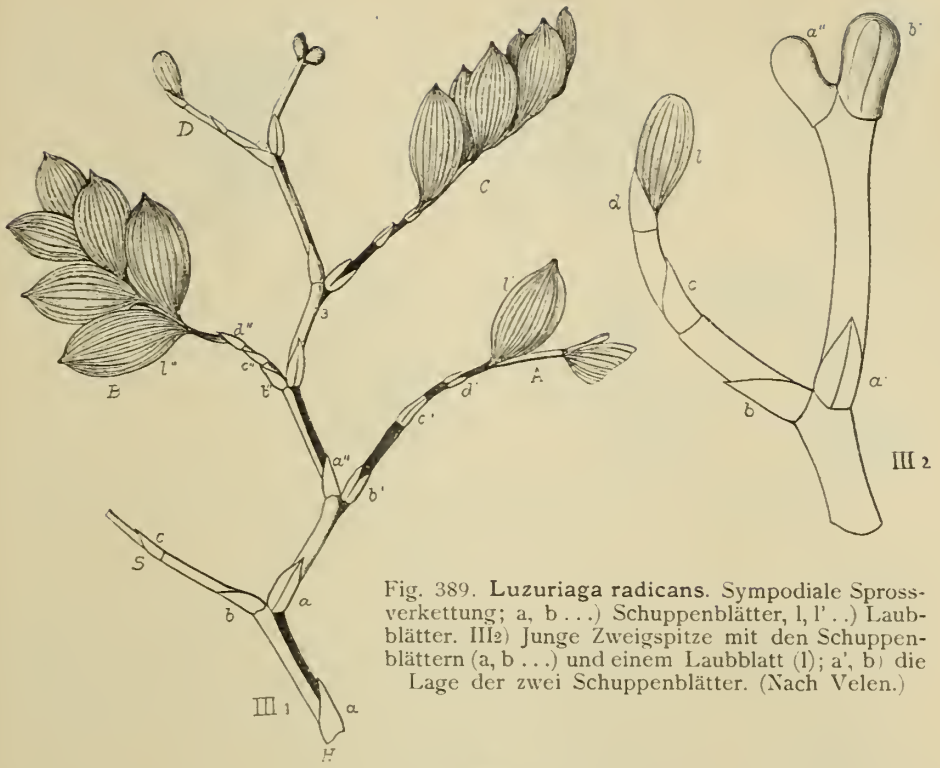


Fig. 389. **Luzuriaga radicans**. Sympodiale Sprossverkettung; a, b . . .) Schuppenblätter, l, l' . .) Laubblätter. III2) Junge Zweigspitze mit den Schuppenblättern (a, b . . .) und einem Laubblatt (l); a', b') die Lage der zwei Schuppenblätter. (Nach Velen.)

wachsung der Axillarachsen mit den Mutterachsen, was zur Folge hat, dass die Inflorescenz ausserhalb der Blattachsel zum Vorschein gelangen muss. Dies hat manche Autoren zu der irrigen Ansicht bewogen, dass hier extraaxillare Achsen (Inflorescenzen) vorhanden seien. Aber wir wollen uns nicht mit der eingehenden Erläuterung und Widerlegung aller ähnlicher Deutungen befassen und verweisen der Orientierung halber auf Eichlers Blütendiagramme. Die Sache ist so einfach, dass wir uns wundern, wie sie in einer anderen als der von uns dargelegten Weise erklärt werden konnte.

Dem Gesagten zufolge ist jedes Glied des Vincetoxicums aus zwei Gliedern oder Achsen zusammengesetzt ($O' + O''$, $O'' + O'''$, $O''' + O''''$). Jedes Blattpaar gehört einer anderen Achse an und weil diese Achse eine Tochterachse der vorangehenden ist, so müssen natürlicherweise alle Paare obereinander kreuzweise stehen. Dass unsere Deutung richtig ist, geht einerseits daraus, dass durch dieselbe alle Umstände erklärt werden können, anderseits auch durch das tatsächliche Auftreten von, aus der Basis der Inflorescenz bis in die zugehörige Blattachsel herablaufenden Spuren hervor. Manchmal deutet auch sogar die verschiedene Behaarung das Verwachsen der betreffenden Achsen gut an. Bei Vincetoxium officinale ist dies weniger gut sichtbar, aber bei anderen Arten derselben Gattung ebenso wie bei der Gattung *Asclepias* (z. B. bei A. syriaca u. a.) kann

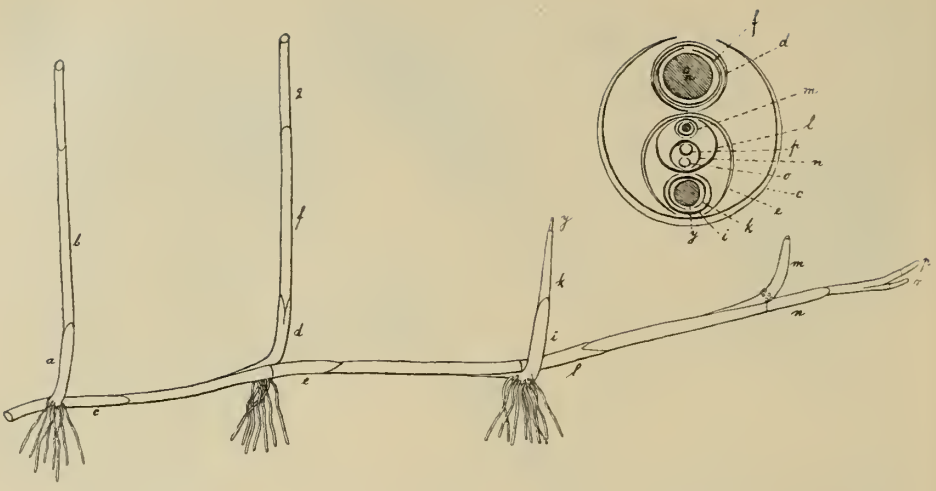


Fig. 390. **Scirpus palustris** L. Sympodiale Zusammensetzung des unterirdischen Rhizoms; q, y) oberirdische Halme. (Original.)

man dies besser verfolgen. *A. curassavica* L. besitzt verzweigte Stengel und da können wir sehen, wie aus der Achsel ein, mit einem Blütenstande, welcher zwei gegenständige Blätter trägt, endigender Zweig herauswächst, also tatsächlich dasselbe Glied, aus welchem das Sympodium des früher beschriebenen Vincetoxicums zusammengesetzt ist.

Ein anderes Beispiel haben wir an *Luzuriaga radicans* (Fig. 389), welche ich im J. 1888 beschrieben und abgebildet habe. Hier sehen wir an den Seiten der fortwährend nachwachsenden Hauptachse kleine Zweige mit beschränktem Wachstum hervorkommen, welche gefiederte Blätter nachahmen. Sie tragen stets 3 Niederblätter (b', c', d') und 5—6 flache, grüne Blätter *(l')* in zweizeiliger Stellung. Wenn wir den jungen Gipfel der sich verzweigenden Achse beobachten, so werden wir bald die sonderbare Orientierung der beiden gekielten Niederblätter an der Stelle der Verzweigung (III, 2) bemerken. Das Niederblatt (a') ist nämlich z. B. uns mit dem Rücken zugewendet, während das Niederblatt *(b)* mit dem Rücken in die Ebene dieses Papiers fällt, mit anderen Worten gesagt, von dieser Ebene um 90° weggewendet ist. Wenn wir den Zweig (b, c, d, l) als Tochterzweig des Zweiges (a', b') ansehen wollten, so würden wir nicht imstande sein, die Stellung des Niederblattes *(b)* auf irgend ein Verzweigungsgesetz der Phanerogamen zurückzuführen. Die Sache wird uns aber sofort verständlich sein, wenn wir die sympodiale Zusammensetzung der ganzen Achse (III 1) so, wie sie auf der nebenstehenden Abbildung veranschaulicht ist, acceptieren. Hier ist also auch jedes Glied des Sympodiums aus zwei Achsen zusammengesetzt und weil die Niederblätter und Blätter in distichischer Reihe stehen und weil ferner die Tochterachse ihr erstes Niederblatt transversal zur Mediane (eine Ausnahme bei den Mono-

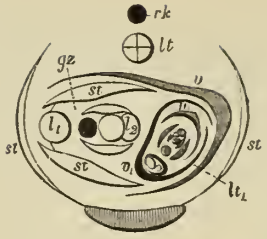
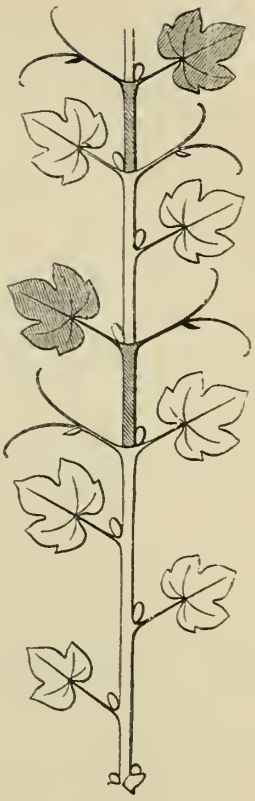


Fig. 391. Schema der sympodialen Zusammensetzung der Zweige von Vitis vinifera; st) Stipulae, v) Vorblatt der Geize, l_1, l_2) die Laubblätter ihres Grundsprosses, *rk)* Ranke, *lt*) Primärlotte. (Nach Eichler.)



kotylen!) gestellt hat, so gehören die Phyllome (a', b', c', d', l' . . . .) in zwei Reihen zur Achse *(A)*. Das erste Niederblatt (a") fällt also quer zum Niederblatt (a') und ebenso zum Niederblatt (b'). Und weil diese Tochterachse *(B)* mit der Mutterachse *(A)* bis zu (b') verwachsen ist, so müssen beide Niederblätter (a", b') nebeneinander eine sonderbare Stellung einnehmen, welche auch in Fig. III 2 *a'*, *b* wiedergegeben wird.

Ein anderes Beispiel bietet uns der gemeine *Scirpus palustris* an seinem unterirdischen, weithin kriechenden, mit, in 2 Reihen gestellten Schuppen besetzten Rhizome (Fig. 390). Aus der Achsel der Schuppe (c) an der Achse (q) wächst eine neue Tochterachse, welche mit dem Halme (y) abschliesst. Nach der Schuppe (c) folgen an derselben Achse (q) die Schuppen (d, f). Der Halm (q) schliesst also das Rhizomglied ab. Die Tochterachse (y) trägt die erste adossierte Schuppe (e), dann die Schuppen (i, k). Aus der Achsel der Schuppe (e) an der Achse (y) wächst wieder die Tochterachse (m), deren erste adossierte Schuppe (l) ist. Aus der Achsel der Schuppe (l) wächst die weitere Tochterachse (o) u. s. w.

Jetzt verwächst die Tochterachse (y) mit der Mutterachse (q) von (c) bis nach (d), sodann verwächst sie mit der Tochterachse (m) von (e) bis (l). So entsteht ein zusammenhängendes Sympodium, dessen jedes Glied abermals aus zwei Achsen zusammengewachsen ist. Weil die Tochterachsen die erste Schuppe an die Mutterachse adossiert haben und die Schuppen in zwei Reihen stehen, und weil die Achse (y) mit der Achse (q) bis (e) verwachsen ist, so muss der oberirdische Zweig (q) anscheinend unter dem Rücken der Schuppe (e) herauswachsen und müssen diese beiden Schuppen mit dem Rücken in gleicher Richtung orientiert sein. Das beigefügte Diagramm veranschaulicht uns diese Sache am besten.

Carex brizoides besitzt ähnliche und ähnlich sympodial zusammengesetzte Rhizome, nur dass hier die einzelnen Absätze mehr- (4) blättrig sind und immer das letzte Glied mit dem ersten Glied des Tochterabsatzes

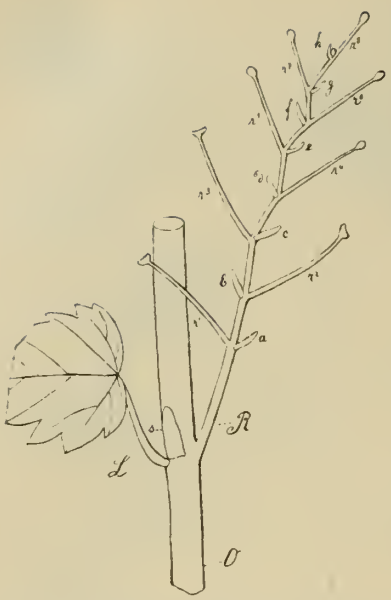


Fig. 392. **Quinaria tricuspidata**. Sympodiale Zusammensetzung einer extraaxillaren Ranke; s) Stipulae, a..h) Hochblätter, L) Laubblatt. (Original.)

zusammenwächst (Čelakovský). Es erscheint also die Knospe unter dem Rücken jeder vierten Schuppe. Infolgedessen ist das Rhizom der genannten Segge zum Teil aus einfachen, monopodialen, zum Teil aus zusammengewachsenen, sympodialen Internodien zusammengesetzt.

Schliesslich wollen wir hier den in der Literatur so bekannten Fall bei *Vitis vinifera* (Fig. 391) anführen, wie ihn Eichler richtig aufklärt und abbildet. Der Zweig der Weinrebe beginnt mit einigen Blättern, in deren Achseln eine normal quer orientierte Knospe sitzt. Diesen Blättern gegenüber steht keine Ranke. Aber bei dem vierten Blatte bemerken wir gegenüber dem Blatte eine Ranke. Dann folgt ein weiteres Glied, welches ebenfalls mit einer Ranke endigt; weiterhin ein Glied, welches ein rankenloses Blatt trägt und mit einer Ranke gegenüber dem zweiten Blatte endigt. Und so wechseln fortwährend ein- und zweiblättrige Glieder ab. Bei anderen Arten von Vitis und Cissus aber stehen die Ranken allen Blättern gegenüber.

Es bedarf keines besonderen Scharfsinns, um sofort zu erkennen, dass die Ranken hier Achsengebilde sind, welche das vorangehende Glied abschliessen und dass in der Blattachsel ein weiteres Glied aufwächst, welches sich in die Richtung des vorangehenden stellt und so ein einfaches Sympodium bildet. Weil die Ranke durch das Tochterglied seitwärts gedrückt ist, so gerät diese Ranke ausserhalb der Achsel, ja dem Blatte gegenüber, was zur Folge hat, dass sie ein extraaxillares Gebilde zu sein scheint. Aber in der Blattachsel ist noch eine Knospe wahrzunehmen, welche als serial angesehen werden muss. Die Orientierung aller dieser Bestandteile wird uns durch das beigefügte Diagramm veranschaulicht.

Dass die eben gegebene Erklärung richtig ist, können wir schon aus der blossen Orientierung sämtlicher Bestandteile, wie sie eben auf dem Diagramme angedeutet sind, schliessen. Einen direkten Beweis für die sympodiale Zusammensetzung der Weinrebe und die Terminalität der Ranken, haben wir an der hier abgebildeten *Quinaria tricuspidata* S. Z. (Fig. 392). Hier verzweigt sich die Ranke nur einfach in zwei Reihen. In der unteren Partie ist der Mittelteil sympodial zusammengesetzt und

stellt uns derselbe also eine ganz ähnliche Verzweigung vor, wie an dem Hauptzweige: gegenüber der Bractee (a) steht nämlich der extraaxillare Rankenzweig (r'). Aber schon die weiteren Glieder stehen nicht in der Richtung des Sympodiums, sondern im Zickzack und die Ranken (r^4, r^5, r^6 . . .) präsentieren sich deutlich als ihr Abschluss; in der Jugend stehen sie tatsächlich terminal, indem sie sich erst später seitwärts stellen. Auch an der Naht der Bracteenbasis kann man schön sehen, dass immer das folgende Glied aus dem vorangehenden in der Achsel hervorkommt und dass die Ranke selbst ursprünglich terminal gestellt war. Nun entwickelt sich tatsächlich in der Jugend ein Glied samt der Ranke aus dem anderen — keineswegs also aus dem gemeinsamen Gipfel! Am Ende geschieht es schliesslich, dass das Glied samt der Ranke (r^8) sich als ein Ganzes darstellt, welches die Bractee (h) trägt, in deren Achsel die verkümmerte Seitenknospe sitzt! Hier kann also über die sympodiale Zusammensetzung und die terminale Stellung der Ranken auch der eingefleischteste Ontogenetiker nicht im Zweifel sein. Und doch ist hier dieser Fall identisch mit jenem, welchen wir an der Achse (o) mit dem Blatte (L) und dem Rankenzweige (R) finden. Es geschieht ja auch manchmal, wenn die Ranke (R) stärker entwickelt ist, dass statt der Bractee (a, b) das bespreitete Blatt ebenfalls zur Entwicklung gelangt.

Immerhin existiert über die Ranken der Weinrebe eine ganze Literatur, welche sich damit befasst, zu beweisen, dass diese Ranken extraaxillare Achsengebilde seien und dass die Weinrebe kein Sympodium, sondern ein Monopodium sei. Prillieux, Naegeli, Schwendener und Warming bestätigen nämlich übereinstimmend das Faktum, dass am Ende des Hauptzweiges der Weinrebe ein abgerundeter Terminalgipfel sich befindet, welcher nicht nur die Blätter, sondern auch die Ranken als seitliche Höcker, wie anderwärts das Monopodium abgliedert und dass daher die Ranke nicht als Terminalhöcker, aus welchem sich der folgende Rankenhöcker entwickeln würde, entsteht — wie aus der sympodialen Zusammensetzung abgeleitet werden könnte. Die genannten Autoren sagten deshalb, dass der Weinrebenspross ein Monopodium und die Ranke zwar ein Achsen- aber infolge einer gewissen Dichotomie ein von der Mutterachse abgeteiltes extraaxilläres Gebilde sei.

Dass es bei den Phanerogamen weder eine extraaxillare Achse noch eine Dichotomie gibt, haben wir schon wiederholt erwähnt.

Hier sehen wir aber schön, wohin schliesslich die entwicklungsgeschichtliche Methode führt, welche zahlreiche Botaniker als etwas wissenschaftlich hoch erhabenes anzusehen sich gewöhnt haben, obzwar in der Wirklichkeit diese Methode weder für die Morphologie und Systematik, noch sonst wie irgend einen Wert oder eine Bedeutung hat. Die Entwicklung zeigt uns bloss, wie das Organ wächst, aber keineswegs, was es bedeutet.

Wir erblicken hier deutlich, wie an den Hauptzweigen faktisch ein terminaler, monopodialer Gipfel vorhanden ist, aber an dem Rankenzweige (R) befindet sich eine Terminalranke — und doch sind beide Sachen absolut gleich. Hier zeigt also die Entwicklung an einer und derselben Pflanze dieselbe Sache in verschiedenem Lichte!

Wir müssen im Gegenteile aus dem Faktum, dass der monopodiale Gipfel auf dem wirklichen Sympodium sich in sekundärer Weise gestaltet hat, den Schluss ziehen, dass die ontogenetische Methode unzuverlässig ist. Und wo immer wir anderwärts die ontogenetischen Resultate verfolgen, finden wir, dass sie mit den unleugbaren morphologischen Fakten im Widerspruch stehen und dass der, welcher sich an die Ontogenese hält, eine wissenschaftliche Morphologie weder betreiben noch anerkennen kann, sondern seine Zuflucht zu »Organen sui generis« oder zu Neubildungen nehmen muss. Ein Organ als »sui generis« oder als Neubildung zu bezeichnen ist aber so viel, als gar nichts zu sagen.

Nur die vergleichende Methode vermag die Grundlage der wissenschaftlichen Morphologie und Systematik zu bilden.

Wir schreiten jetzt zur Besprechung der Ranken bei der Familie der *Cucurbitaceen*.*) Es gibt nicht so leicht eine andere Partie der Morphologie, über welche eine so grosse Literatur existieren würde und über welche so viele widerstreitende Ansichten ausgesprochen worden wären, wie gerade über die morphologische Bedeutung der Ranken bei den Cucurbitaceen. Es ist hier nicht am Platze und auch nicht notwendig, diese ganze Literatur anzuführen und durchzunehmen, wir erinnern bloss an die Autoren: Naudin, Clos, Guillard, Wydler, Braun, Eichler, Mann, Goebel, Müller, Lubbock, Warming, in deren Arbeiten auch Nachrichten über die übrige, hier einschlägige Literatur gefunden werden können.

Die Ranken der Cucurbitaceen sind bald einfach (Bryonia, Cucumis), bald mehr oder weniger geteilt. Diese Ranken sind sehr empfindlich und winden sich um Gegenstände zuerst in einer — dann in entgegensetzter Richtung (Fig. 1—2, Taf. V). Wenn sie verzweigt sind, so ist der gemeinsame Stiel stärker, gerade und unempfindlich. Weder an der Basis der Rankenarme, noch an ihren Enden sind im entwickelten Zustande irgendwelche Schuppen oder Blättchen zu erblicken. Nur Goebel bemerkt, dass in der ersten Jugend an den Spitzen der Ranken Rudimente einer flachen Blattspreite zu sehen sind.

Die Ranken sind in der Regel ausserhalb der Blattachsel gestellt und zwar steht meistenteils bloss eine an der Seite des Blattstiels auf der rechten oder linken Seite.

---

*) Mit den Achsenranken werden wir uns noch in einem eigenen Kapitel befassen; weil aber unsere Darlegung der Cucurbitaceenranken mit der Lehre über die Sympodien zusammenhängt, so muss sie hier eingeschaltet werden.

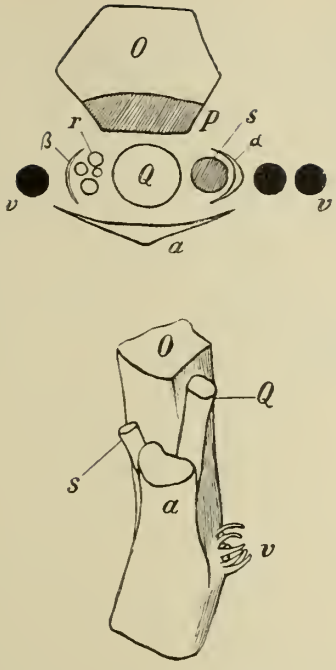


Fig. 393. **Bryonia alba.** Rechts sympodial zusammengesetzte Pflanze; *a* (*O*, *P*, *Q*) bedeutet, dass auf der Achse (M) in der Achsel des Blattes (a) die serialen Sprosse (O, P, Q) hervorwachsen. Oben links Diagramm eines Noden mit 3 Ranken (v), r) Blüten, Q) erste Blüte, s) Laubknospe (Wiederholungsspross). Unten links ein Fall bei junger **Cucurbita Pepo**, wo sich der Rankenzweig in eine Knospe (*v*) verwandelt; a) Stützblatt, s, Q) Achselsprosse. (Original.)

Bei verschiedenen Gattungen aber befindet sich normaler- oder abnormalerweise an beiden Seiten des Blattstiels je eine Ranke, ja es gibt bei Bryonia zahlreiche Fälle, wo an einer Seite eine und an der anderen Seite zwei Ranken nebeneinander stehen (Fig. 393). Fräulein Doubkova hat gar einen Bryoniazweig gefunden, wo die Ranke unter dem Nodus, aus dem Achsenglied herausgewachsen war.

Die gewöhnliche Orientierung des Achsennodus zeigen uns die

Fig. 393a. **Cucurbita Pepo** L. Blattartig entwickelter Rankenzweig. (Nach Müller, Engl. Fam.)

Diagramme Fig. 2, Taf. V. und Fig. 393. In der Achsel des grünen Spreitenblatts sitzt in der Mediane die Blüte oder Inflorescenz, welche an der Basis 1—2 transversal gestellte Basalvorblätter zeigt, von welchen eines in ein Nektarium (Luffa) oder in ein nachenförmiges Gebilde von mir unbekannter Funktion — vielleicht auch ein Nektarium? — umgewandelt zu sein pflegt, während das andere Vorblatt schon die Gestalt eines an die Achse des Zweigs verschobenen Laubblatts hat. In der Achsel des Vorblatts kommt nämlich manchmal eine Knospe (Benincasa) heraus, welche aber bald verkümmert und bei Luffa sich überhaupt nicht entwickelt. In der Achsel des Blatts wächst ein beblätterter Zweig, welcher alles so, wie der Hauptstengel wiederholt. Dieses Stützblatt pflegt stets hoch an dem Zweig hinauf verschoben zu sein.

Eichler, Braun und Wydler sehen die Ranke als ein verwandeltes Vorblatt (α oder β) an, in dessen Achsel der beblätterte Zweig aufwächst. Diese Ansicht vertritt auch Goebel, welcher sich hauptsächlich auf das, bei der Gattung *Benincasa* auftretende Faktum stützt, aus welchem ersichtlich sein soll, dass sich eine der Ranken deutlich in ein Vorblatt von ausgebauchter, kahnförmiger Gestalt verändert hat. Man kann dies angeblich auch bei der Gattung *Cyclanthera* beobachten.

Andere haben diese Ranken als verwandelte Blätter, Nebenblätter, ja selbst Wurzeln erklärt. Doch diese Anschauungen verdienen überhaupt keine Beachtung. C. Naudin und Cogniaux haben aber schon richtig die Cucurbitaceenranken für umgewandelte Achsen gehalten, welche an der Spitze Blattranken tragen.

Wichtig ist die Beobachtung Warmings, derzufolge sich an den verzweigten Ranken die einzelnen Rankenarme nicht in einer Ebene, wie die Nerven eines handnervigen Laubblatts, sondern in einer verkürzten Spirale nach $^2/_5$, wie die Blätter am Stengel, befanden. Hiemit stimmt der Fund Müllers an blattgewordenen Ranken von *Cucurbita Pepo* (Fig. 293a) überein, wo sich die einzelnen Arme der Ranke in ein flaches Blatt verwandeln. Müller behauptet deshalb ganz richtig, dass diese Ranke

als Achse angesehen werden muss, welche am Ende zu Ranken umgewandelte Blätter trägt. Es hat also der untere Teil der Ranke (der Stiel) Achsen- und die Rankenarme Blattbeschaffenheit, was auch durch ihre anatomische Zusammensetzung bestätigt wird. Dies bestätigt auch die schon oben erwähnte Beobachtung Goebels, derzufolge in der Jugend der Ranke an deren Armen Rudimente der Blattspreite wahrgenommen werden können. Mit diesem Funde stimmt auch unsere neue Beobachtung an der jungen *Cucurbita Pepo* überein, derzufolge an der Seite des Blattstiels (Fig. 393) an den ersten Noden nach den Keimblättern dort, wo die Ranke zu stehen pflegt, im Kreise einige verkümmerte Ranken sich befanden und zwischen denselben auch das Rudiment einer Knospe stand. Es ist dies offenbar eine verkümmerte, mehrarmige Ranke, deren Achsenstiel sich auf Null reduziert hat.

Die Erklärung Müllers ist die einzig und allein richtige und steht mit allen übrigen Umständen an der Pflanze im Einklange. Wenn die Ranke einfach ist (Bryonia), so muss ihre Basis als Achse angesehen werden, welche das einzige, in eine Ranke umgewandelte Terminalblatt trägt. Alles fliesst aber in eins zusammen. Wenn Eichler zwei, an die Blüte der Bryonia abnorm angewachsene Ranken gefunden hat, so sind dies keine umgewandelten Vorblätter (α, β), wie er sagt, sondern zwei umgewandelte Zweige oder Blütenstiele (also Achsen), welche sich vegetativ entwickelt haben und ein Rankenblatt am Ende tragen. Diese zwei Ranken gehören zur Blütenachse und sitzen nicht als normale Ranke seitwärts vom Blatte und der Achsel.

Goebels, auf der Kahnform des Vorblattes bei der Gattung Benincasa basierte Erläuterung beruht auf einer falschen Beobachtung. Dieses kahnförmige Vorblatt ist in jeder Beziehung identisch mit dem Nektarium der Luffa (Fig. 1, a, Taf. V) und es scheint, dass es ebenfalls zu demselben Zwecke dient. Das Vorblatt der Benincasa und Luffa sitzt aber deutlich an der Achse des Axillarzweiges oder der Blüte und keineswegs ausserhalb der Achsel und ausserhalb des Stieles des Stützblattes, wie dies bei der Ranke der Fall ist, welche auf der anderen Seite steht. Es ist nicht wahr, dass sich dieses Vorblatt in eine Ranke verwandelt. Die abgebildete derartige Veränderung (S. 609) ist keine Umwandlung in eine Ranke, sondern nur ein einigermassen in die Länge gezogenes Vorblatt. Ebenso ist es nicht wahr, dass an der keimenden Cyclanthera in Vorblätter verwandelte Ranken vorhanden sind. Das, was Goebel gesehen hat, sind verkümmerte, normale Ranken, welche hier eine gewöhnliche Erscheinung sind. Übrigens pflegt in der Gattung *Momordica* ein ganz ähnliches Vorblatt, wie bei Luffa an die Achselblüte angewachsen zu sein, was am besten Zeugnis davon ablegt, dass es nicht zur Axillarachse gehört.

Wenn wir die Ranken der Cucurbitaceen als verwandelte Vorblätter ansehen sollten, so wären wir nicht in der Lage zu erklären:

1. Die extraaxillare Stellung der Ranken.

2. Die Stellung der Ranken hinter dem ersten Phyllom an der Axillarachse (Fig. 393). Es müssten beide superponiert sein.

3. Den Fall, wenn beide Ranken ausserhalb der Achsel, nebeneinander und zwar weit ausserhalb der Achsel stehen (Fig. 393).

4. Den Fall, wo die Ranken aus dem Gliede und nicht aus dem Stengelnodus hervorkommt — und hiebei die normale Anordnung ($^2/_5$) der Blätter nicht alteriert ist.

5. Die Spiralstellung der Rankenarme an dem gemeinsamen Stiele.

6. Die Abnormitäten Müllers.

Indem wir nun von der unzweifelhaft richtigen und vom morphologischen Standpunkte aus einzig und allein begreiflichen Darlegung Müllers ausgehen, vervollständigen wir das, was bisher über die Bedeutung der Cucurbitaceenranken gesagt worden ist, noch in folgender Weise:

Die ganze Stengelachse jedweder rankentragenden Gattung der Cucurbitaceen ist eigentlich ein zusammengesetztes Sympodium und zwar bis zu dem Grade zusammengesetzt, wie wir dies bisher nirgends gesehen haben. Es vereinigen sich hier die Glieder zu einem Sympodium und es wachsen nicht nur diese Glieder auf die Art wie bei Vincetoxicum zusammen, sondern es kombinieren sich noch weiter die Serialsprosse. Um eine klare Vorstellung von der Sache zu haben, besehen wir uns das nebenstehende Schema der gemeinen *Bryonia alba* (Fig. 393).

Auf dem ersten Nodus entspringt das Blatt (*a*), welches in der Achsel (in der Mediane) die Inflorescenz (r) besitzt.*) Dieses Blatt sitzt an der Achse (M), welche eben hier mit einer Ranke endigt und in der Achsel 3 Serialachsen (O, P, Q) trägt, von denen die erste (O) mit einer Ranke auf dem Nodus (c), die zweite (P) mit einer Ranke am Nodus (b) und die dritte (Q) mit einer Inflorescenz abschliesst. Die Achse (O) trägt das Blatt (b), aus welchem weitere, in Ranken (O', P') auslaufende und mit einer Inflorescenz (Q') abgeschlossene Serialachsen herauswachsen. Nehmen wir weiter an, dass bei dem Nodus (c) 4 hervorkommende Serialachsen (O", P", Q", R) erscheinen, weiter, dass aus der Blattachsel (d) die weiteren Achsen (O'", P'", Q'") sich entwickeln und dass die Achse (O", O'") mit ihrer Ranke am Nodus (f) sich abtrennt, die Achsen (P'", P") am Nodus (e), die Achse (R, O') am Nodus (d), — so müssen demzufolge an den Noden (c, d, e) zwei Ranken, am Nodus (f) drei Ranken zum Vorschein kommen. Demzufolge ist das erste Glied aus den Achsen (O + P), das zweite aus den Achsen (O + O' + P'), das dritte aus den Achsen (O' + O" + P" + R), das vierte aus den Achsen (O" + P' + O'" + P" + P'") zusammengesetzt.

*) Um die zur Medianblüte (Q) orientierten Transversalachsen brauchen wir uns dabei nicht zu bekümmern.

Da nun an allen Noden durchweg nur ein Blatt steht, so müssen wir annehmen, dass auch einige, mit einer Ranke endigende Serialachsen blattlos sind.

Auf diese Weise wären auch alle Modifikationen an der *Bryonia alba* einfach aufgeklärt, denn die schematische Abbildung Fig. 393 entspricht auch der Natur, wo tatsächlich an einzelnen Noden 1—3 Ranken erscheinen. Demzufolge haben wir hier den kompliziertesten, bekannten Fall eines Sympodiums überhaupt vor uns.

Die Disponierung der Blätter auf dem zusammengesetzten Sympodium der Bryonia wird von einer ganzen Reihe von Umständen bedingt: ob nämlich die Serialsprosse ein- oder zweizeilig sind, ob der erste von ihnen 1 oder 2 Blätter trägt, ob die Tochtersprosse links oder rechts von der Mediane hervorkommen, ob sie von dem rechten Winkel etwas weggeneigt sind, ob die entwickelten Blätter nicht eine verschobene Stellung um irgendeine Divergenz einnehmen u. s. w. Das liesse sich alles durch sorgsame Forschung auch ermitteln und wir empfehlen dieses Thema weiterer Beobachtung. Ausser den für die Giltigkeit unserer Auffassung bereits angeführten Gründen wollen wir für die Natur der sympodialen Zusammensetzung der Stengel*) bei den Cucurbitaceen noch folgendes anführen:

1. Wenn wir an dem einfach gegliederten Stengel der Bryonia die Insertion der Ranken (wo an den Noden nur eine Ranke vorhanden ist) verfolgen, so können wir ganz schön der aus der Basis der Ranke herablaufenden Spur nachgehen und dieselbe bis in die Achsel des dritten unteren Blatts führen.

2. Dass bei den Cucurbitaceen Serialachsen vorkommen, wird durch die ziemlich zahlreich auftretenden abnormen Fälle bei verschiedenen Gattungen (Cucumis, Cucurbita) bestätigt, wo noch unterhalb der Medianblüte 1—2 seriale, hinabsteigende Blüten vorhanden sind.

3. Dass bei den Cucurbitaceen das Zusammenwachsen der benachbarten Achsen tatsächlich erfolgt, sehen wir sehr häufig bei verschiedenen Arten, wo z. B. die Blütenachse mit dem benachbarten beblätterten Zweige zusammenwächst. Bei der Gattung Bryonia ist normaler Weise stets die mediane Blüte hoch mit ihrer Tochterinflorescenz in der Blattachsel am Stengel verwachsen.

4. Dass die ersten Blätter der zu einem Sympodium verwachsenen Tochterachsen erst hoch oberhalb der Achsel hervorkommen, sehen wir in der Regel auch an dem ersten Blatte an dem beblätterten Achselzweig, wo es auch hoch hinauf verschoben ist.

5. Den Fall Doubkova, wo die Ranke an der Bryonia nicht an dem Nodus, sondern am Gliede hervorkommt — also ähnlich, wie dies

*) Schon Naudin [1855] hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Stengel der Cucurbitaceen ein Sympodium auf die Art der Solanaceen sein könnten. Später hat auch Cauvet [1864] den Stengel der Cucurbitaceen für ein einfaches Sympodium erklärt.

gewöhnlich bei der Gattung Solanum der Fall ist. Diese unsere, jene Müllers ergänzende Anschauung ist einzig und allein imstande, alle Modifikationen der Achsenzusammensetzung sowie der Zusammensetzung und Lage der Ranken bei den Cucurbitaceen leicht zu erklären. Hieraus geht auch deren Richtigkeit hervor.

Wenn wir nun wissen, dass die Achsen der Cucurbitaceen durchweg sympodial zusammengesetzt sind, so können wir nach den verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Familie Umschau halten, welche die Autoren schon auf die verschiedensten Plätze des Systems versetzt haben. Ich sehe alle diese Versuche als nicht genügend begründet an. Es scheint mir, dass die *Cucurbitaceen* die nächsten Beziehungen zu den *Solanaceen* haben. Diese Verwandtschaft ist zwar nicht nahe, aber wenn wir uns vorstellen, dass die Übergangstypen nicht bekannt oder dass sie ausgestorben sind, so wären gewichtige verwandtschaftliche Momente vorhanden. Dass die Solanaceen einen oberständigen Fruchtknoten und meistenteils Eiweiss besitzen, dass sie nicht rankend sind etc., würde nichts schaden, denn auch in einer und derselben Familie sind diese Sachen manchmal veränderlich. Die gemeinschaftlichen Merkmale sind aber auffallend: die sympodiale und seriale Zusammensetzung der Sprosse, die cymose Inflorescenz, dasselbe Blütendiagramm mit den Vorblättern (α, β), eine ähnliche Krone, die Gliederung der Blüten, ähnliche Früchte, bikollaterale Gefässbündel. Eine sehr auffallende Erscheinung bei den Cucurbitaceen ist die Gliederung der Blüten, welche ich im J. 1904 zuerst beschrieben und bezüglich welcher ich hervorgehoben habe, dass sie zu den verlässlichsten Kriterien der verwandtschaftlichen Beziehungen bei den Phanerogamenfamilien gehören. Ganz ähnlich gegliederte Blüten kommen auch den Solanaceen zu.

Nicht nur die Kräuter und Sträucher, sondern auch — und das noch mehr — die Bäume zeichnen sich nach den Gattungen und Arten durch einen besonderen Charakter ihrer ganzen Zusammensetzung und insbesondere der Kronverzweigung aus, was wir gut zur Winterzeit verfolgen können, wo die Bäume blattlos sind. Der in dergleichen Dingen Erfahrene wird im Winter schon von fern eine Eiche, eine Linde, Ulme, einen Ahorn, eine Birke, Erle, Kastanie, Rosskastanie u. s. w. erkennen. Dieser Charakter hat seinen Ursprung in der Verzweigungsart und in dem Nachwachsen des Hauptgipfels und der Seitenzweige. Auch die verschiedene Blattstellung gibt hiezu Anlass, es ist z. B. ein grosser Unterschied in der Verzweigung, wenn die Blätter gegenständig oder wechselständig oder wenn sie zweireihig angeordnet sind. Sehr viel liegt auch daran, ob die Endknospe verkümmert oder sich entwickelt und so den Zweig in gleicher Richtung verlängert. Interessant ist, dass der Winkel, in welchem die Zweige sich verzweigen, ebenso die Anzahl und Länge der Zweige häufig den Nerven in den Blättern entsprechen, so dass der Verzweigungstypus der Krone auch in der Nervatur der Blätter ausgeprägt zu sein pflegt (bei der Eiche, Ulme, Weide, Rosskastanie). Eine viel grössere Mannigfaltigkeit in der Verzwei-

gung und Zusammensetzung der Baumkronen finden wir allerdings in den Tropenländern und Studien in dieser Beziehung wären sehr wünschenswert.

Eine besonders typische Verzweigung zeigen verschiedene Arten der Koniferen. Vergleichen wir z. B. den Typus einer Fichte, Kiefer, Lärche, Tanne, Sequoia gigantea, eines Taxodiums der Araucaria excelsa, A. imbricata, Dammara, Ginkgo u. s. w. Unsere einheimischen Koniferen (Picea, Pinus, Larix, Abies) zeichnen sich dadurch aus, dass die Äste aus dem Hauptstamme stets genähert heraustreten, so dass sie einen Scheinquirl bilden — und zwar immer am Ende des heurigen Zuwachses. Infolgedessen ist die ganze Krone von unten bis oben stockwerkförmig geteilt und Jedermann vermag leicht nach diesen Stockwerken und Absätzen das Alter des Baumes zu beurteilen.*) Die Gattung Sciadopitys zeigt infolge der quirlförmigen Stellung der Blätter in allen Teilen eine quirlige Verzweigung.

Die Stämme der Cycadeen sind entweder zylindrische Säulen oder kugelige, mit einem Kranze grosser Blätter abgeschlossene Gebilde. Bei der Gattung *Cycas* erreichen die säulenförmigen Stämme eine bedeutende Höhe (bis 30 *m*). Die Stämme sind von den Resten der Blattstielbasen besetzt. Häufig verzweigen sich die Stämme in geringem Masse.

Die Stämme der Monokotylen haben allgemein eine zylindrische und gewöhnlich unverzweigte Gestaltung. *Yucca*, *Fourcroya*, *Xanthorhoea*, *Dasylirion*, *Cordyline*, *Dracaena* sind durch einen aufrechten, walzenförmigen, durch die Narben der abgefallenen Blätter gekennzeichneten, mit einer Blätterkrone abgeschlossenen Stamm charakteristisch. Nur spärlich tritt hie und da eine Verzweigung ein. Einige Arten der Gattung *Dracaena* besitzen einen vielverzweigt-gabeligen Stamm; so insbesondere auch die merkwürdige *Dracaena Draco L.*, welche auf den kanarischen Inseln riesenhafte, vielfach verzweigte Kronen und einen kurzen, mächtigen Stamm bildet. Die kahlen Zweige endigen stets mit einem Schopf von Blättern. Auf Teneriffa gibt es Riesenbäume, welche an der Basis einen Umfang von bis 45 *m* aufweisen; die Höhe der Baums erreicht bis 70 *m*. Überaus schöne Stämme, oben mit schirmförmig ausgebreiteter Krone gabelig verzweigter und Blattbüschel tragender Zweige bildet auch die *Dracaena Cinnabari* Balf. f. (Balfour, Fl. of Socotra, Tab. XCVI). Schon früher haben wir bemerkt, dass die Stämme der Dracaenen durch einen Meristemkreis dicker werden und dass sie sich endogen verzweigen. Die Erscheinung der Dracaenenbäume ist in der Pflanzenwelt vereinzelt dastehend und gewiss archaistisch.

Die Pandanen besitzen durchweg zylindrische, säulenförmige und durch ringförmige Blattnarben gekennzeichnete Stämme, welche sich nur

*) Nur in abnormen Fällen geschieht es manchmal, dass Abies oder Picea 25 Jahre hindurch mit einfachem Stamme wächst, ohne Seitenäste zu bilden (Em Mer, Bull. de la Soc. Bot. de France 1885. 142).

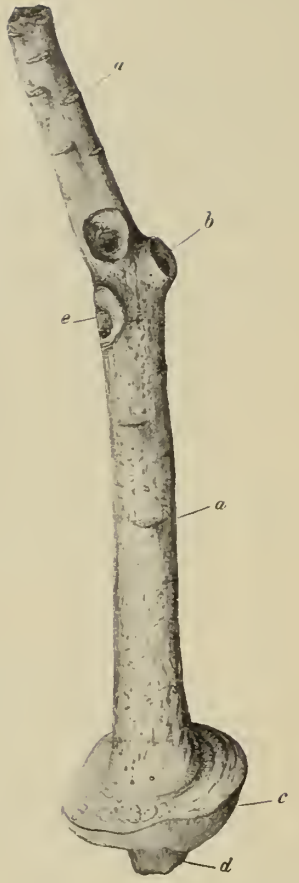


Fig. 394. **Dammara australis**, vom Stamme abgefallener Seitenzweig, d) Holz, c) wulstförmig abgeschnittene Rindenpartie, b, e) tiefe Narben von abgefallenen Seitenästchen, a) Blattnarben. (Original.)

spärlich gabelig verzweigen. Dass dieselben von dicken Stützwurzeln im Erdreiche befestigt werden, wurde schon hinlänglich dargelegt.

Die Palmen besitzen einen einfachen, walzenförmigen Stamm, welcher bei vielen Arten eine bedeutende Höhe erreicht (bis 60 *m* bei $^3/_4$ *m* Dicke an der Basis) und mit einer endständigen Krone von riesigen Blättern geschmückt ist. An der Oberfläche ist dieser Stamm stets von kreisförmigen Narben der abgefallenen Blätter markiert. Ein solcher Palmenstamm ist sehr elastisch und biegsam, was durch ein ganzes System stahlharter, fester Gefässbündel, welche parallel und dicht den ganzen Stamm durchlaufen, bewerkstelligt wird. Der Palmstamm verschmälert sich dem Ende zu nur unbedeutend. Manchmal ist er kurz spindelförmig verdickt (Iriartea ventricosa), sonst aber besitzen die Palmen kein Verdickungsmeristem. Nur die Gattung *Hyphaene* (Afrika) zeigt einen mehrfach gabelig geteilten Stamm und die Zweige mit einem Blattbüschel beendigt.*)

Die schwächeren Zweige an dem Hauptstamme oder die Ästchen an den Hauptzweigen trocknen im höheren Alter bei verschiedenen Bäumen ab und werden zuletzt durch Winde und Sturmwetter abgebrochen und herabgeworfen. An dem Stamme bleiben dann nur kurze Stümpfe übrig, welche von dem dicker werdenden Stamme umfasst und umwachsen zu werden pflegen, bis ihre Spur an der Oberfläche gänzlich verschwindet. Nur die Hauptzweige wachsen und nehmen zu, indem sie gewissermassen das Grundskelett zur ganzen Krone des Baumes bilden.

Eine ungewöhnliche Weise des Abfallens der Zweige finden wir bei *Dammara australis* (Fig. 394). Hier hinterlassen die abgestorbenen Zweige keine Stümpfe, sondern tiefe, grubenartige Narben, denn der Zweig teilt sich tief in der Rindenschicht gliederartig ab und gelangt dann zum Abfallen. Ja, an der Basis der grösseren Zweige bildet sich aus der Rinde

*) Denen, die sich näher über die Palmenstämme belehren wollten, empfehlen wir Martius' Werk »Historia naturalis palmarum, 1823—1850«, und Mohls »Über den Bau des Palmenstamms« 1845, dann dessen »Vermischte Schriften«.

eine wallartige Verdickung *(c)*, welche sich kreisförmig aus dem Hauptstamme herausschält. Auch das Holz (d) stirbt zu jener Zeit ab und bricht sich dasselbe samt dem Zweige leicht heraus. Es ist mir kein zweiter ähnlicher Fall des Abfallens der Zweige bekannt, aber ich vermute, dass ihrer in den Tropen wohl noch mehrere geben dürfte. F. A. Vent wenigstens (Annales de Buitenzorg, XIV) beschreibt etwas ähnliches an den Stämmen des exotischen Kulturbaumes *Castilloa elastica*, wo an der Basis der Zweige sich ein querstehendes Gewebe (wie bei den abfallenden Blattstielen) bildet, in welchem sich dann der Zweig mit Hinterlassung einer tiefen Narbe an dem Stamme abgliedert.

Dass bei vielen Koniferen ganze Brachyblaste oder Zweige abfallen (so z. B. bei Pinus, Taxodium, Sequoia, Czekanowskia, Phoenicopsis u. a.) und an den Zweigen Narben, wie die Blätter, hinterlassen, haben wir schon oben bemerkt. Hier verrichten diese Ästchen eigentlich die Funktion zusammengesetzter Blätter und sie verhalten und gestalten sich auch morphologisch so wie diese.

d) Besondere, durch die biologische Funktion bedingte Modifikationen der Achsen.

Im nachfolgenden werden wir uns eingehender mit einigen besonderen Achsengebilden beschäftigen, welche sich von der, im vorigen Kapitel gegebenen allgemeinen Beschreibung der Achse bedeutend entfernen. Es sind dies wieder biologische Funktionen, welche die Achse da verrichtet und weshalb sie sich zu diesem Behufe morphologisch und anatomisch besonders einrichtet. Manche von den hier angeführten Fällen sind eine getreue Analogie ähnlicher Organe, wie wir dieselben schon bei den Wurzeln und Blättern kennen gelernt haben (Knollen, Ranken, Sukkulenten, Dornen). Die Achsenranke z. B. unterscheidet sich ganz und gar nicht von der Blattranke und die Achsenknolle ist der Wurzelknolle durchaus ähnlich. Die Achsendornen schliesslich unterscheiden sich auf den ersten Blick nicht von den Blatt-, Nebenblatt- oder Trichomdornen. Die vergleichende Morphologie hat die Aufgabe, in jedem Falle ähnliche Organe nach allgemein gültigen Kriterien zu differenzieren und sie auf die ursprüngliche Form zurückzuführen.

1. Die Brachyblaste.

Die fortwährend nachwachsenden Sprosse haben die Aufgabe, das Wachstum und die Entwicklung der Pflanze zu besorgen. Ausser diesen Sprossen mit unbeschränktem Wachstum sehen wir aber manchmal an den Pflanzen auch Sprosse, bei denen das Wachstum des Vegetations-

gipfels frühzeitig verkümmert oder ganz aufhört, wobei nicht selten die Achse sehr verkürzt zu sein pflegt. Wir nennen sie Kurztriebe oder Brachyblaste. Den Brachyblasten pflegt bisweilen eine andere Aufgabe, als den echten Sprossen zugewiesen zu sein; sie sind sehr häufig nur Träger von Assimilations-, Blüten-, oder Reserveorganen.

Alle Kätzchen in der Abteilung der Amentaceen gehören in die Kategorie der Kurztriebe. Sie fallen auch als Ganzes nach dem Abblühen ab. Verschiedene Zwiebeln sind eigentlich auch Brachyblaste, denn hier sitzen an der verkürzten, starken Achse in dichter Anordnung fleischige Reserveschuppen. Die Blattbüschel in den Achseln der Dornen an den Hauptzweigen von *Berberis vulgaris* sind ebenfalls Brachyblaste, welche der Assimilation dienlich sind. Auch am Apfelbaume (Pirus Malus) unterscheiden wir verkürzte Achsen, welche blühen und nachwachsende, welche steril bleiben. Im engeren Sinne des Worts wird aber die Bezeichnung »Brachyblast« für die verkürzten Achsen bei den Koniferen, wo sie auch eine besondere Gestaltung angenommen haben, angewendet. Schon die zweizeilig beblätterten Ästchen des Taxodiums, von denen schon Erwähnung geschah, sind eigentlich Brachyblaste, obzwar ihre Achse verlängert ist, denn sie haben ein beschränktes Wachstum, fallen auf den Winter ab und bilden keine Seitenknospen. Die Brachyblaste der Koniferen zeigen sich uns in drei Formen: 1. als verlängerte, zweizeilig beblätterte Ästchen, welche einem gefiederten Blatte ähnlich sind (Taxodium, Glyptostrobus, Sequoia, Podocarpus dacrydioides), 2. als verkürzte Blattbüschel, welche entweder im Ganzen abfallen (Pinus, Sciadopitys, Czekanowskia, Phoenicopsis) oder als verkürzte, dicke Stümpfe seitwärts der Zweige ausdauern und angehäufte Blätter tragen (Ginkgo, Larix, Pseudolarix, Cedrus), 3. als flache, blattähnliche Phyllokladien (Phyllocladus).

Am bekanntesten sind die Brachyblaste der Gattung *Pinus*. Diese zeigen sich uns als Blattbüschel, welche quirlig aus einer sehr verkürzten Achse emporwachsen. Die Blätter (Nadeln) stehen zu je 2, 3 oder 5 und zwischen ihnen kann man an der Basis den verkümmerten Vegetationsgipfel beobachten. Eigentümlich ist der Fall bei *Pinus monophylla* Torr. Fr. (Californ.), wo zwar auch zwei Nadelblätter vorhanden sind, aber meistenteils nur ein einziges, rundes, starkes, monofaciales Nadelblatt in dem Bündelchen vorkommt. An gekochtem Herbarmaterial konnte ich trotz aller Mühe, die ich mir gab, keine Spur von einem verkümmerten Vegetationsgipfel finden, so dass hier faktisch ein Terminalblatt vorhanden ist.*) Das Nadelbüschel ist äusserlich an der Basis von häutigen Schuppen umgeben und das Ganze sitzt in der Achsel des ebenfalls häutigen Schuppenblatts an dem Hauptzweige. Das Büschel samt den Basalschuppen fällt nach 3—4 Jahren wie die Blätter zur Gänze ab.

*) Ich empfehle diese Brachyblaste jenen, denen lebendes Material zugänglich ist, zu sorgsamer Beobachtung.

Fig. 395. **Phyllocladus trichomanoides** Don., a) Stützbrakteen, b) Stützbrakteen unter den Kladodien, c) kleine Brakteen an dem Kladodiumrande, d) Brakteen (gleich jenen bei *b*) spiralig gestellt. (Original.)

Es ist gerade kein seltener, abnormer Fall, dass der verkümmerte Vegetationsgipfel des Brachyblasts der Gattung *Pinus* zum Leben erwacht und dann weiter wächst, indem er weitere Nadeln in spiraliger Anordnung trägt.

Die sonderbarsten Brachyblaste besitzt die japanische monotypische Konifere *Sciadopitys verticillata*, welche an den Hauptzweigen (wie bei der Kiefer) nur Schuppenblätter trägt, welche sich am Ende der Zweige einander annähern und einen vielzähligen Quirl bilden. Aus der Achse dieser quirlständigen Schuppen wachsen dann scheinbar einfache, einige *cm* lange, feste, steife, an der Unterseite mit einer tieferen, an der Oberseite mit einer seichteren Rinne versehen Nadelblätter. Auf dem Durchschnitte sehen wir in jeder Hälfte einen starken Nerv, dessen Xylem schief nach unten gekehrt ist. Infolgedessen ist eigentlich die Unterseite des Nadelblatts die morphologische Oberseite. Diese scheinbar einfachen Blätter sind eigentlich zwei, mit den hinteren Rändern zusammengewachsene Nadeln, wie G. Engelmann (Bot. Zeitung, 1866) zuerst nachgewiesen hat. Es sind dies offenbar die zwei ersten Blätter des Achselbrachyblasts, dessen Vegetationsgipfel gänzlich zur Abortierung gelangte. Aber auch hier hat Carrière (Gardens Chronicle, 1884) durchwachsene Brachyblaste beobachtet, ähnlich wie bei Pinus.

Eine abermalige Beobachtung und Untersuchung dieser eigenartigen Brachyblaste an abnormen Fällen wäre sehr wünschenswert, namentlich dort, wo bei den Nadelblättern eine Zweiteilung eintritt. Es wäre auch geraten, ein grösseres Material von Keimpflanzen zu verfolgen. Nach Bower betrachtete Dickson (1866) die Brachyblaste von *Sciadopitys* als Phyllokladien. Und bisher ist manchen Botanikern ihre Wesenheit nicht vollkommen klar (Goebel). Bemerkenswert ist aber, dass auch bei *Pinus* manchmal beide Nadelblätter zusammenwachsen (Strasburger). Die Brachyblaste der Gattung *Larix*, *Cedrus*, *Pseudolarix* und *Ginkgo* tragen eine grosse Anzahl von Blättern, welche dann von selbst abfallen, während der Brachyblast als kurzer Seitenzweig in Verbindung mit dem Hauptzweig verbleibt. Es versteht sich, dass auch dieser Brachyblast erforderlichenfalls zu einem verlängerten Zweig aufwachsen kann. Bei der Gattung *Cedrus* geschieht dies in der Regel.

Die Brachyblaste der Gattung *Phyllocladus* (Taxac., Tasmanien, Neuseeland, Borneo) haben die Gestalt von Phyllokladien. *Ph. tricho-*

manoides Don (Fig. 395) ist ein, bis 25 *m* hoher Baum, an dessen Zweigen in spiraliger Anordnung kleine Schuppen *(a)* aufsitzen, aus deren Achseln Ästchen von beschränktem Wachstum hervortreten, welche ein gefiedertes Blatt nachahmen. Es gibt ihrer immer einige (häufig 5) und sind dieselben quirlständig aneinander genähert. An diesen Ästchen sitzen in zwei Reihen flache, rhombische Gebilde, welche allesamt horizontal in einer Ebene orientiert sind. Sie kommen aus der Achsel kleiner Schuppen *(b)* heraus, welche an die Basis dieser Gebilde kurz angewachsen sind. Diese Gebilde sind verflachte Achsen, welche an den Seiten abermals kleine Schuppen *(c)* tragen, in deren Achseln kleine Lappen als neue Seitenzweige herauswachsen. Es ist hier also das Phyllokladium eine verzweigte und dann samt den Zweigen zu einem scheinbaren Blatte verflachte Achse. Mitten durch das Phyllokladium läuft der Hauptnerv, von welchem sich Seitennerven abzweigen, welche in die einzelnen Lappen hineinlaufen. Ausserdem zeigen sich, wenn man das Phyllokladium gegen das Licht hält, noch weitere zarte Äderchen.

Diese blattartigen Phyllokladien sind sehr steif, lederartig und zeigen eine grüne Ober- und eine blasse Unterseite. Wenn Phyllocladus blüht, so runden sich die flachen Abschnitte der Phyllokladien zu einem Stiel ab und tragen dieselben in spiraliger Anordnung in der Achsel der Schuppen *(c)* die Eichen. Schon daraus ist ersichtlich, dass die flachen Phyllokladien ursprünglich die Form normaler runder, spiralig beblätterter Zweige hatten. Die Phyllokladienzweige fallen als ein Ganzes erst nach einigen Jahren ab.

2. Phyllokladien.

In die Kategorie der Achsen mit beschränktem Wachstum gehören alle Phyllokladien, von denen wir einen Fall soeben beschrieben haben. Phyllokladien (Kladodien) heissen Achsen von beschränktem Wachstum, welche die Gestalt von flachen, grünen Blättern zeigen. Als Achsen kommen sie aus den Achseln der Phyllome hervor; sie tragen häufig wenigstens verkümmerte Blattschuppen und entwickeln nicht selten auch Blüten oder Inflorescenzen. Sie verrichten daher die Dienste von Assimilations- und blütentragenden Organen. Man kann allgemein die Beobachtung machen, dass die Phyllokladien infolge der Verkümmerung der eigentlichen Blätter entstanden sind und dass sie also als Ersatz für dieselben dienen. Es sind dies durchweg xerophile Pflanzen, welche infolge klimatischer Verhältnisse flache, grosse Blätter nicht produziert haben.*)

*) In diesem Kapitel müssen wir wenigstens bemerkungsweise auch die sogenannten Fasciationen berühren. Es geschieht nämlich — immer nur in abnormer Weise — dass Stengel und Zweige (so bei Ranunculus, Taraxacum, Fraxinus, Pinus u. s. w.) eine verflachte oder bandförmige Form erhalten. Die Ursache dieser Er-

Die Phyllokladien kommen in der verschiedenartigsten Verwandtschaft vor und haben auch eine verschiedenartige Form. Häufig begegnen wir denselben bei den *Leguminosen*. Eine solche Gattung ist z B. *Carmichaelia* (aus Neu-Seeland). Hier sind bei vielen Arten die Seitenzweige zu blatt- oder riemenförmigen Gebilden verflacht, welche an den Seiten gefiederte, weiche Blätter tragen. In den Achseln der letzteren entwickeln sich sodann Blütenbüschel. Einige Arten aber zeigen dieselben Zweige rund und ringsum beblättert. Bei noch anderen sind an den Phyllokladien nur verkümmerte Schuppen statt der Blätter wahrzunehmen. Ähnliche Verhältnisse herrschen bei der Gattung *Bossiaea* (siehe übrigens hierüber Reinke und Cockayne).

Die xerophile australische *Jacksonia horrida* DC. besitzt überhaupt die ganzen Seitenzweige vielfach verzweigt, mit einzelnen, zu länglichen, harten, grünen, einnervigen, mit einer steifen Spitze abgeschlossenen Phyllokladien umgewandelten Ästchen, an denen höchst verkümmerte Rudimente der Seitenblättchen sitzen. Aus der Achsel dieser Schüppchen kommen auch die Blüten hervor. Der verzweigte Habitus wird noch dadurch gesteigert, dass die Seitenzweige an dem Hauptstamme oder Zweige sich durch 2—3 Serialzweige vermehren.

Die Arten *Jacksonia floribunda* Endl. und *J. densiflora* Bnth. tragen an den Hauptzweigen Phyllokladien in Gestalt flacher, ungemein hartlederartiger, am Rande gezähnter, wagrecht abstehender Blätter (Fig. 396). Die Spreite ist von einem überaus dichten Adernetze durchwebt. An den Zähnen sind scharfe Stacheln, aber von Schuppen ist keine Spur, denn diese waren bloss in der Jugend entwickelt und fielen dann, trocken geworden, ab. Das ganze Phyllokladium ahmt die lederartigen Blätter vieler immergrüner Arten der Gattung Quercus nach. Interessant ist, dass das erste Phyllokladium in der Achse immer steril ist, während der unterhalb desselben stehende Zweig blütentragende Phyllokladien trägt. An den Zähnchen zeigen sich gestielte, grosse Blüten (J. floribunda).

Charakteristische Phyllokladien weist auch die Gattung *Xylophylla* L. auf, welche jetzt zu der grossen Gattung *Phyllanthus* (Euphorb.) gestellt wird. Es sind dies im tropischen Amerika einheimische Sträucher, 9 an Zahl. In der Achsel der Schuppen am Hauptzweige erscheinen Seitenästchen, welche in zwei Reihen orientierte, länglich-lanzettliche, blattähnliche, gleichfalls aus der Achsel der Schuppen hervorkommende Phyllokladien tragen. Diese Schuppen zeigen an den Seiten häutige Nebenblätter. Der Seitenzweig ähnelt einem gefiederten Blatte. An der Basis dieses Seitenzweiges sitzt am Stamme noch eine Serialachse, welche Dingler

scheinung ist bisher nicht genügend erforscht worden. Goebel vermutet, dass die Fasciation von allzu reichlichem Saftzufluss verursacht wird. Eigentümlich ist, dass die Fasciation auch erblich zu werden vermag, worüber die eingehenden Nachrichten bei Vries nachgesehen werden können. *Celosia cristata* z. B. entwickelt in der Gartenkultur ihre Ähren nur in Fasciationsform.

Fig. 396. Beispiele von Phyllokladien. A) **Jacksonia floribunda** Endl., o) Hauptachse, c) Stützbraktee, a) Phyllokladium mit Blüten (d), b) Serialknospe. B) **Viscum Lindsayi** Oliv. (Australia), a) Inflorescenzen, b) Phyllokladien. C) **Mühlenbeckia platyclada** Meissn. o) Hauptzweig, o') Seitenzweig in Phyllokladium umgewandelt, a) Laubblatt, c) Ochrea. (Original.)

mit Unrecht noch zur Achse des Zweiges selbst rechnet. Aus dieser Knospe wächst hie und da ein runder Zweig mit unbeschränktem Wachstum. Die Achse des gefiederten Zweiges ist ebenfalls grün und pflegt am Ende auch blattartig abgeflacht zu sein. Die Phyllokladien sind sehr derb-lederartig, glänzend, beiderseits gleich grün, am Rande regelmässig gezähnt und mit einem Mittel- sowie zahlreichen Sekundärrippen (ohne Nervennetz) versehen. An den Zähnchen sitzen kleine Schuppen und hinter denselben befindet sich eine Knospe, aus welcher sich eine gestielte Blüte entwickelt. Die Phyllokladien stehen ursprünglich wagrecht, später aber drehen sie sich an dem Stiele in die senkrechte Lage. Dingler hat in seiner Arbeit darauf verwiesen, dass sich das Phyllokladium in der ersten Jugend rund anlegt und dass auch die Schüppchen spiralig angeordnet sind; erst in erwachsenem Zustande wird das Phyllokladium flach und treten die Schüppchen auf die Ränder auseinander. Ähnlich verhält es sich mit den Nerven im Phyllokladium. Im vorgeschritteneren Alter fallen nicht nur die flachen Phyllokladienblättchen von der Hauptrippe, sondern auch die Hauptrippe selbst vom Stamme ab.

Einige Arten der Gattung *Exocarpus* Lab. (Santalac.) haben ähnlich wie bei Xylophylla die Seitenzweige zusammengedrückt, grün, der Länge nach geadert, mit Schüppchen besetzt und später in den Achseln dieser Zweige Blüten tragend.

Flache, rigide, ganzrandige, längliche, zahlreich an den Zweigen auseinandergestellte Kladodien besitzt auch *Cocculus Balfourii* Schweinf. Sie sind hoch aus den Achseln der kleinen, elliptischen Blätter auf die Achse verschoben und tragen zuweilen auf der Fläche ein kleines Blütenbüschel. Sonst sitzen die Blüten serial unter den Kladodien.

Sonderbare, durch blattförmige Verflachung der Zweigglieder entstandene Phyllokladien finden wir bei einigen Arten der Familie der *Loranthaceen* (Fig. 396). Hier sind, wie bekannt, die Zweige gabelig geteilt und gegliedert, auf jedem Gliede sitzen kleine gegenständige Schuppen, in deren Achsel sich eine Knospe für die weitere Verzweigung oder für die Inflorescenz befindet. Auf dem hier abgebildeten Exemplar wachsen aus der Knospe Blütenzweige. Die Glieder sind derb-lederartig, ganzrandig, von drei starken Nerven durchzogen, alle in einer Ebene verflacht.

Auf ähnliche Weise entstehen die langen Bändern ähnlichen, laubartigen Gebilde des Strauchs *Mühlenbeckia platyclada* Meissn. (Polygonac.), welcher bei uns häufig in den Glashäusern kultiviert wird. Auf den bandförmigen, parallel und dicht geaderten Gebilden sitzen vorerst an den Seiten abwechselnd weiche, pfeilförmige Blätter, welche aber frühzeitig mit Hinterlassung von niedrigen, häutigen Ochreen abfallen, welche letztere in der Jugend die Spitze des Phyllokladiums einhüllen. Dort, wo das Blatt am Rande aufsitzt, ist das Phyllokladium quergegliedert (Fig. 396). Die Seitenzweige, welche aus den Blattachseln herauswachsen, sind wiederum horizontal, also quer zur Mutterachse zusammengedrückt. Nur die Hauptzweige an der Basis sind verdickt, verschmälert und fast rund.

Eigentümliche Phyllokladien bilden einige Arten der Gattung *Colletia* (Rhamnac.-Südamerika). Bei der Art *C. spinosa* Lam. sind eigentlich die Achselzweige zu runden, harten, grünen, scharf zugespitzten Dornen umgewandelt. Die Art *C. cruciata* Gill. Hook. (Fig. 397) hat diese Dornen senkrecht zusammengedrückt, so dass aus ihnen harte, grüne, zugespitzte, blattlose, dreieckige Phyllokladien entstehen. Weil nun die kleinen Blätter, aus deren Achsel sie herauswachsen, gegenständig sind, so kreuzen sich die Ebenen der gegenständigen Phyllokladien senkrecht; da ferner auch der Seitenzweig, an dem sie gestellt sind, in ähnlicher Weise zusammengedrückt ist, so bildet der ganze Zweig ein einheitliches, grünes, verzweigtes Phyllokladium von ornamentalem Äusseren. Die Assimilierung hat das ganze, so umgewandelte Achsensystem übernommen, denn die Blätter sind nur klein, zugerundet, kurz gestielt. In ihrer Achsel sitzt die Serialknospe, aus der sich die Blätter entwickeln. Wenn wir den ganzen Zweig abschneiden, so wächst im nächsten Jahre aus der Serialknospe unter dem abgeschnittenen Teile ein grüner, ganz runder, gleichfalls runde, kleine Seitenzweige

Fig. 397. **Colletia cruciata** Gill. mit grünen, abgeplatteten Zweigdornen (b, c), a) kleine Stützblätter. (Original.)

tragender und grosse, grüne Blätter, wie solche nur an der Keimpflanze zum Vorschein kommen, entwickelnder Zweig. Wir haben hier also ein sehr hübsches Beispiel eines Rückschlags vor uns, denn die Pflanze kehrt plötzlich zu der Gestalt zurück, in der sie sich zu Urzeiten befand.

In der sämtlichen botanischen Literatur werden als charakteristische »Phyllokladien« jene der Gattungen *Ruscus*, *Danaë* und *Asparagus* an der Seite der oben beschriebenen Phyllokladien angeführt. Wenn wir das »Phyllokladium« von Ruscus mit den Phyllokladien der Gattungen *Phyllocladus*, *Jacksonia* und *Xyllophylla* vergleichen, so sehen wir schon auf den ersten Blick, dass es sich da um ganz verschiedene morphologische Objekte handelt. An dem »Phyllokladium« der Gattung *Ruscus* sitzen die Bractee und Blüten nicht an der Seite, sondern in der Mitte des flachen »Phyllokladiums«. Überdies gibt es bei den Gattungen *Ruscus* und *Danaë* auch Blüten — und bracteenlose »Phyllokladien«, was bei den anderen obengenannten Gattungen niemals der Fall ist.

Über die Bedeutung der »Phyllokladien« der Gattung *Ruscus* wurden von verschiedenen Autoren schon verschiedene Ansichten ausgesprochen und weil ich mich mit dieser Sache schon einge-

hend beschäftigt habe, so will ich im Nachfolgenden eine womöglich kurze und übersichtliche Darlegung der ganzen wissenschaftlichen Angelegenheit geben.

Aus einem unterirdischen, beschuppten Rhizom wächst bei der Gattung *Ruscus* (Fig. 207) ein aufrechter Stengel, welcher bloss häutige Schuppen trägt, aus deren Achsel Zweige oder schon flache, blattartige Gebilde hervorkommen. Diese flachen Gebilde sind lederartig, ganzrandig, mit einer parallel verlaufenden Nervatur versehen, an einem kurzen Stiele schliesslich aus der horizontalen in die senkrechte Lage verdreht (R. aculeatus) und an der Basis durch eine häutige Schuppe unterstützt. Diese blattähnlichen Gebilde tragen bald an der oberen, bald an der unteren Seite eine häutige Bractee*) und zwar beiläufig in der Mitte der Fläche und in der Mediane. Hie und da gibt es aber auch welche ohne diese Bractee überhaupt. Namentlich pflegt das den Hauptstengel und die Zweige abschliessende Blatt bracteenlos zu sein. Das gleiche ist der Fall bei den, diesem Endblatte zunächststehenden Blättern. Das Bündelchen gestielter Blüten (mit cymoser Zusammensetzung) wächst aus der Achsel der Bractee an dem Blatte heraus.

Bei der Gattung *Danaë* (Fig. 398) gibt es zwar Blätter, welche den oben angeführten ähnlich sind, aber immer ohne Bractee und Blüte auf der Fläche. An der Blattbasis in der Achsel ist — wie bei Ruscus — kein Quervorblatt zu sehen. Die gestielten Blüten bilden am Ende der Zweige eine Traube, treten aus der Achsel der häutigen Bractee hervor und tragen ein kleines, adossiertes Vorblatt.

Wenn wir nun diese Verhältnisse bei den beiden obengenannten Gattungen vergleichen, so sehen wir, dass die Achselblüte der Danaë (Fig. 1, o') der Terminalblüte bei Ruscus gleich ist (Fig. 3, o'); hier aber folgen bei Ruscus in cymoser Anordnung weitere Blüten, während bei Danaë diese Cyme einblütig verbleibt. Infolgedessen ist die adossierte Bractee (Fig. 1, *a*) gleich der Bractee in Fig. 3, *a*. Bei Ruscus aber müssen wir uns noch die gegenüber liegende zweite Bractee (Fig. 2, *b*) ergänzen, schon aus dem Grunde, weil hier weitere Blüten in cymoser Anordnung folgen. Diese zweite Bractee stellt uns der obere Teil des Blatts (Fig. 3, b) vor.

Dass dem so ist, dafür haben wir folgende Gründe:

1. Es geschieht häufig, dass bei R. Hypoglossum die Stützbractee (*a*) sich so vergrössert, dass sie durch ihre Gestalt, Farbe, Grösse und alle sonstigen Eigenschaften dem oberen Zipfel des Laubblatts (*b*) gleich ist, weshalb wir nicht sagen können, was »Phyllokladium« und was Bractee ist.**) Es ist nun ein Faktum, dass in diesem Falle beide Organe sich morphologisch gleich stehen.

*) Goebel behauptet unrichtigerweise, dass sie bei *R. aculeatus* und *R. Hypoglossum* an der oberen und bei *R. Hypophyllum* an der unteren Seite sitze.

**) Goebel behauptet, dass dieser Umstand manche Autoren zu der irrigen Anschauung verleitet habe, dass die Phyllokladien Blattnatur besässen; aber warum diese Anschauung irrig sein soll, und wie wir also die angeführten Umstände anders aufzufassen hätten, das hat dieser Autor nicht erläutert, geschweige denn begründet.

8
9
7
6
10
11
12
2
5
1
4
3

Fig. 398. Die Phyllokladien der Asparageen. 1) **Danaë racemosa**, Zweig mit terminaler Blütentraube (o), B) Stützbrakteen, a) adossierte Braktee, o') Blüte, k') »Kladodium«; 2) hiezu Diagramm, b) zweite, vorausgesetzte Braktee. 3) **Ruscus Hypoglossum**, o) Stengel, B) Stützbraktee, o') Axillarzweig, welcher mit der Blüte (o') endigt, a, b) die zu diesem Zweige angehörigen Brakteen, k) »Kladodium«; 4) hiezu Diagramm; 5) **Semele androgyna**, »Kladodium« mit mehreren Blütenbüscheln, r) die einzelnen Inflorescenzzweige, die mit einer Terminalblüte endigen und als Rippen im »Kladodium« hervortreten. 6) **Myrsiphyllum asparagoides**, o) Zweig, welchem die Stützbraktee (B) angehört, in deren Achsel das echte Kladodium (m) steht; zu diesem Kladodium angehört die Braktee (a), in deren Achsel die erste Blüte (o') hervortritt; 7) hiezu Diagramm. 8) **Asparagus officinalis**. o) Stengelteil, auf welchem die Stützbraktee (B) steht, in deren Achsel Seitenzweig (m) hervortritt, a, b) Vorblätter des Achselzweiges, o') erste Seitenblüten, m') nadelförmiges Kladodium; 9) hiezu Diagramm. 10) **Ruscus Hypoglossum**, abnormales »Kladodium« teilt sich in zwei Lappen, zu welchen die Brakteen a, b) angewachsen sind, c) die Naht, welche die Anwachsung markiert. 11) **Ruscus Hypoglossum**, abnormales »Kladodium«, welches schon vorn in zwei Lappen geteilt ist und zwei gleiche Brakteen (a, b), die die Inflorescenz unterstützen, trägt. (Nach Velen.)

2. In abnormen Fällen finden wir tatsächlich (Fig. 11) ein am Ende in 2 Teile geteiltes Laubblatt und im Ausschnitt zwei gegenständige Bracteen (a, b). In dem Falle (Fig. 10) ist zu sehen, dass faktisch diese beiden Bracteen sich durch eine Naht (c) aus beiden Zipfeln des Laubblatts herausschneiden. Der Teil (*b*) deckt die Blütenknospe von vorn, der Teil (*a*) von hinten. Daraus geht also klar hervor, dass beide Bracteen an dem ganzen, ungeteilten Laubblatt seine Bestandteile sind.

3. Infolgedessen müssen wir uns denken, dass die Inflorescenz eigentlich eine Axillarachse an der Achse (o) und in der Achsel der Bractee (B — Fig. 3) ist und dass der Blütenstand durch zwei Bracteen unterstützt wird, von denen die eine sich vergrössert hat und mit dem flügelförmig erweiterten Rande des Stiels der Inflorescenz zusammengeflossen ist. Je nachdem sich eine oder die andere vergrösserte, kommt die kleinere Bractee bald an die Ober- bald an die Unterseite des Laubblatts zu stehen. Dies bestätigen die an dem Laubblatte von Duval-Jouve und Van Tieghem angestellten anatomischen Beobachtungen, denen zufolge sich die Gefässbündel in der unteren Partie so, wie in der Achse, in der oberen so, wie im Blatte verhalten. Dies wird auch durch den Umstand bestätigt, dass die Rippe unter der Inflorescenz mächtig ist, während sie oberhalb der Inflorescenz überhaupt verschwindet.*) Dafür spricht auch der Umstand, dass die wirklichen Achsenzweige die Hinneigung offenbaren, Flügel zu bilden

*) In neuerer Zeit hat Bernatzky (Engler. Jahrb. 1904) die Behauptung aufgestellt, dass die Anatomie der Laubblätter bei der Gattung Ruscus im Gegenteile durchweg auf deren Achsennatur hinweise und dass sie infolgedessen wahre Phyllokladien seien. Er bemerkt auch, »dass die anatomischen Eigenschaften eines Organs sich stets mit dessen morphologischer Bedeutung decken müssen.« Bernatzky kann nur in diesem Teile meiner Morphologie allein so viel bewiesene Fakta finden, wo sich die Anatomie mit der Morphologie nicht deckt, wo im Gegenteil beide sich direkt widersprechen, dass ihn diese Fakta allein schon davon überzeugen werden, wie grundfalsch seine Ansicht ist.

und an der Achse herabzulaufen, was wir an dem Endlaubblatte von Ruscus aculeatus (Fig. 12) am besten sehen.

Nach unserer Darlegung ist also das Blütenblatt der Gattung Ruscus im unteren Teil von Achsen- und im oberen Teile von Blattbeschaffenheit. Etwas ähnliches haben wir auch bei den blühenden Schäften des *Juncus communis*, wo eine von den, die Inflorescenz stützenden Bracteen sich vergrössert und mit der unteren Achse vollkommen zu einem Ganzen zusammenfliesst.

Schon Koch vermutete, dass das Laubblatt der Gattung Ruscus ein Blatt sei, an welches die Inflorescenz angewachsen ist (etwa so, wie bei Helwingia). Koch hat also irrigerweise das ganze blütentragende Laubblatt als Blatt angesehen.

Bei der Gattung *Semele* sitzen in unregelmässigen Entfernungen an dem Rande des Laubblattes mehrere Inflorescenzen und ist es überall deutlich sichtbar, dass zu jeder Inflorescenz aus der Basis des Laubblattes eine starke Rippe verläuft. Im übrigen verhalten sich die Sachen hier so, wie bei Ruscus. Ja in dem Falle, dass eine Inflorescenz am Ende des Laubblattes steht, teilt sich dieses sofort in 2 Zipfel, wie in dem, auf der Fig. 11 dargestellten Falle. Wir müssen uns daher bei Semele eine cymos in mehrere Zweige geteilte Inflorescenz vorstellen. Jeder von diesen Zweigen verhält sich dann so, wie ein Laubblatt bei der Gattung Ruscus. Dann aber wachsen (congenital) die einzelnen Laubblätter in einer Ebene zusammen.

Die Gattung *Danaë* besitzt alle Laubblätter blütenlos, so dass sie in dieser Beziehung den blütenlosen Laubblättern der Gattung Ruscus gleichstehen. Die obengenannten Autoren haben gefunden, dass anatomisch sich die blütenlosen Laubblätter der Gattung Ruscus so, wie Blätter verhalten, nur in der dicken Blattstielbasis sind die Gefässbündel so, wie in der Achse zusammengestellt. Dieser Umstand bestätigt unsere Erklärung, dass die sterilen Laubblätter der Gattung Ruscus tatsächlich ganze Blätter darstellen, welche sich auf der verkürzten Axillarachse, deren Gipfel gänzlich zur Abortierung gelangte, in terminaler Stellung ausgebildet haben. Die Folge davon ist, dass wir auch die sterilen Laubblätter der Gattung Danaë als wahre, terminal auf dem Achselbrachyblast sitzende Blätter ansehen müssen. Diese Deutung wird auch durch den ferneren Umstand glänzend bestätigt, dass an der Keimpflanze (Fig. 399) der Gattung Danaë regelmässig grüne Spreitenblätter auftreten.*) Ähnlich verhält sich auch Semele androgyna. Die flachen Blätter der keimenden Danaë sind aber in jeder Beziehung den grünen Laubblättern am Stengel vollkommen ähnlich, so dass es sehr verwunderlich wäre, wenn die Stengelblätter verflachte Achsen vorstellen sollten.

*) Von diesen Blättern hat zuerst Askenasy (Botan. morph. Studien, Frankfurt, 1872) Erwähnung getan und die Vermutung ausgesprochen, dass sie eine abnorme Erscheinung sind (ebenso auch Goebel).

Wir haben bereits gesagt, dass der Hauptstengel bei Ruscus stets mit einem sterilen Laubblatt endigt. Wenn wir die Laubblätter der Gattung Ruscus als Phyllokladien ansehen wollten, so müssten wir da annehmen, dass die Hauptachse (der Stengel) sich nur am Ende plötzlich zu einem verflachten Phyllokladium umgewandelt hat. Das widerspricht aber unseren, schon oben dargelegten Erfahrungen, denen zufolge sich immer ganze Seitenachsen mit beschränktem Wachstum zu Phyllokladien umwandeln. Viel besser lässt sich dieser Umstand nach unseren Ansichten aufklären, denn dann ist das Endlaubblatt von Ruscus am Stengel ein Endblatt, an dessen Basis der Vegetationsgipfel des Stengels vollständig abortierte. Interessant ist, dass in derselben Verwandtschaft der Smilacineen tatsächlich eine Abortierung des Vegetationsgipfels am Stengel vorkommt (Polygonatum, Uvularia – S. 581) und dass sogar auch hier manchmal das letzte grüne Blatt eine Endstellung am Stengel einnimmt. Diese Übereinstimmung ist allzu auffallend.

Dass die Autoren ohne weiters die Laubblätter der Gattung Ruscus als Phyllokladien erklärt haben und noch erklären, wird dadurch begreiflich, dass bei den verwandten Gattungen *Asparagus* und *Myrsiphyllum* wahre Phyllokladien vorhanden sind. Namentlich Myrsiphyllum hat Phyllokladien, welche grünen, einlanzettlichen Blättern vollkommen ähnlich sind (Fig. 6). Die Stengel der beiden genannten Gattungen (welche in neuerer

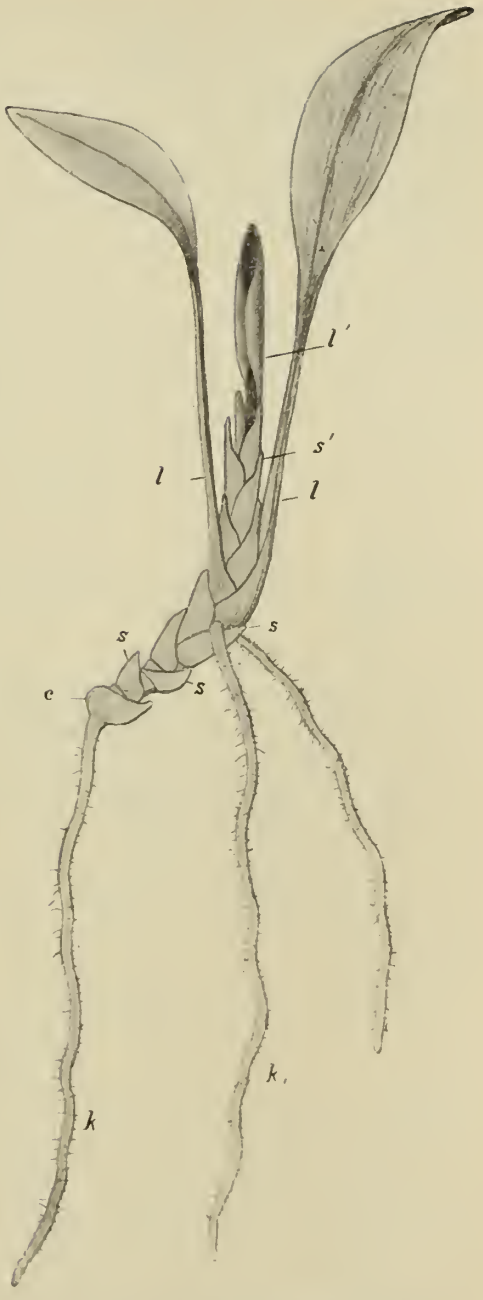


Fig. 399. **Danaë racemosa**, zweijährige Keimpflanze; k) Hauptwurzel, k') Adventivwurzeln, c) Kotyledon, s) Schuppen, l) Laubblätter, s', l') Schuppen und Laubblätter des 2. Jahres. (Original.)

Zeit zusammengezogen werden) sind reich verzweigt, aufrecht oder kletternd. An den Stengeln bemerken wir häutige Schuppen (S. 480), in deren Achseln Zweige hervorwachsen, an deren Seiten an der Basis transversale Vorblätter zu sehen sind (Fig. 8, 9, a, b). Manchmal verschwindet von diesen Vorblättern eines oder gar beide, obzwar die Seitensprosse sie voraussetzen müssen. Bei der Gattung Myrsiphyllum ist immer nur ein solches Vorblatt und auch nur ein Seitenzweig vorhanden. Bei Asparagus tragen beide Seitenzweige je ein Vorblatt und je einen Zweig, so dass eine ganze Wickel in der Achsel der Stengelschuppe entsteht. An den Zweigen sitzen an den Seiten des Achselzweigs gestielte Blüten an der Stelle der Ästchen und an den dünnen Zweigleinen verwandeln sich die Blüten nebst dem Mittelästchen in grüne, nadelförmige Phyllokladien, welche dann Achselbüschel bilden. Diese Phyllokladien sind eigentlich nur grüne Blütenstiele, an denen sich die Blüte nicht entwickelt hat. Dafür spricht nicht nur ihre Orientierung in der Achsel, sondern auch der Umstand, dass manchmal an ihrem Ende tatsächlich eine verkümmerte Blüte sitzt, sowie schliesslich auch das, dass an einer Seite der zweiarmigen Wickel diese Stiele Blüten tragen, während sie am anderen Zweige der Wickel blütenlos sind.

Etwas ähnliches finden wir bei der Art *Bowiaea volubilis* (Liliac.), wo aus der Zwiebel nur grundständige, lange, grüne Blätter herauswachsen; an dem langen, windenden Stengel aber sitzen bloss häutige Schuppen, im deren Achsel grüne Zweige in der unteren Stengelpartie hervorkommen. In oberen Stengelteil tragen aber diese Zweige Blüten. Wir haben es hier also mit Blütenstielen zu tun.

Bei *Asparagus falcatus* L., *A. Sprengeri* Reg. (Natal) u. a. haben diese Kladodien gar die Gestalt von breit-linealen, flachen, mit einem Mittelnerv versehenen Blättern. So bilden sie einen Übergang zur Gattung Myrsiphyllum.

Bei der Gattung *Myrsiphyllum* wachsen am Hauptstengel die Seitenzweige auch in wickelartiger Anordnung. Aber an den Zweigen und am Ende des Hauptstengels wird der Seitenzweig von einem laubartigen Phyllokladium (Fig. 6, 7, m) vertreten. An den letzten Zweigen schliesslich sitzt in der Schuppenachsel bloss das Phyllokladium, welches jedoch an der Basis ein querstehendes Vorblatt trägt (Fig. 6, 7, a). Aus der Achsel dieses Vorblatts bildet sich dann die erste gestielte Blüte, welcher cymos die zweite, selten wann die dritte nachfolgt (Fig. 6, 7, *o'*).

Wenn wir nun diese Verhältnisse mit den entsprechenden Organen bei den Gattungen *Ruscus* und *Danaë* vergleichen, so finden wir, dass die transversale Stellung der Vorblätter bei den Gattungen *Asparagus* und *Myrsiphyllum* den transversalen Vorblättern an der Basis der Seitenzweige am Hauptstengel der Gattungen Ruscus und Danaë entspricht. Der primäre Seitenzweig bei Asparagus und Myrsiphyllum bleibt auch an den dünnen Zweigen vegetativ in der Gestalt eines Phyllokladiums (Fig. 6—9, m, m')

und erst die weiteren Seitenzweige (Fig. 6—9, o') verwandeln sich in Blüten. Bei Ruscus und Danaë aber verwandelt sich der Hauptzweig (Fig. 1—4, o') in eine Blüte, worauf bei Ruscus in cymosem Büschel weitere Blüten folgen. Die Axillarblüte von Danaë und Ruscus hat ihr erstes Vorblatt in adossierter Stellung. Niemals geschieht es, dass das Laubblatt von Ruscus an der Basis ein transversales Vorblatt hätte. Aus diesen Vergleichungen ersehen wir also dass bei den Gattungen Asparagus und Myrsiphyllum tatsächlich das Phyllokladium ein Vertreter der Vegetativachse ist, während bei den Gattungen Ruscus und Danaë diese Stelle von der Blüte vertreten wird. Also auch aus dieser Vergleichung geht hervor, dass die anscheinend so ähnlichen Phyllokladien der Gattungen Myrsiphyllum und Danaë keineswegs homologe Organe sind.

Wenn die Laubblätter der Gattungen Ruscus und Danaë Phyllokladien von derselben Art, wie bei der Gattung Asparagus (incl. Myrsiphyllum) sein sollten, so würden wir die Blüte am Ende des Laubblatts der Gattung Ruscus, oder an dessen Seite (an der Basis), wie bei der Gattung Myrsiphyllum erwarten.

Hiemit glauben wir den ganzen Gegenstand von unserem Standpunkte aus genügend aufgeklärt zu haben. Wir wollen nur noch in Kürze die Einwendungen und andere Ansichten erwähnen, welche Čelakovský in dieser Beziehung ausgesprochen hat. Dieser Autor bestätigt unsere Beobachtung, dass bei *Ruscus Hypoglossum* das Laubblatt und die, an demselben sitzende Stützbractee sich in jeder Beziehung so ähnlich sind, dass allerdings nicht bestritten werden könne, dass sie auch in ihrer morphologischen Bedeutung homolog sein müssen. Er geht aber von dem Axiom aus, dass das Laubblatt ein Phyllokladium sei, weshalb also auch die Stützbractee ein Phyllokladium sein müsse — es sitze daher hier ein Phyllokladium auf dem anderen. Ja er geht in dieser seiner sonderbaren Anschauung noch weiter, indem er behauptet, dass bei *R. aculeatus* der ganze obere, 5 Phyllokladien in spiraliger Anordnung hintereinander tragende Stengelteil eigentlich ein Phyllokladium sei — eine wirklich phantastische und unverständliche Ansicht!

Bei *R. Hyploglossum* kommen selten auch solche Stengel vor, welche mit einem einzigen Laubblatte endigen, das im unteren Teile in der Fläche eine Bractee und aus deren Achsel ein neues Laubblatt trägt. Ferner sind Fälle bekannt, wo auch das terminale Laubblatt von R. Hypoglossum und R. aculeatus an verzweigten Stengeln in der Fläche eine Bractee trägt. In allen angeführten Fällen muss gewiss die Bractee an dem Endlaubblatte (»Phyllokladium«) den Schuppen an dem Hauptstengel homolog sein — stehen sie ja doch alle an einer und derselben Achse! Wenn aber jetzt, nach Čelakovský, die Bractee an dem Laubblatte auch ein Phyllokladium ist, so müssen auch alle anderen Bracteen am Stengel Phyllokladien sein, so müssen schliesslich auch die Schuppen am Rhizome (die ja in die Bracteen am Stengel übergehen) ebenfalls Phyllo-

kladien sein, ja es müssen endlich sogar die grünen Blätter der keimenden Danaë Phyllokladien sein! Demzufolge müsste am Ende die ganze Pflanze bei Ruscus und Danaë nur aus lauter Phyllokladien zusammengesetzt und aller Blätter bar sein. Zu solchen absurden Resultaten würde die Theorie Čelakovskýs führen.

In seiner Polemik gegen die oben angeführten anatomischen Beobachtungen Duval-Jouves und Van Tieghems sagt Čelakovský, dass die Anatomie über die morphologische Bedeutung der Organe nicht entscheiden könne. In dieser Beziehung stimmen wir mit Čelakovský allerdings überein, aber unsere Darlegungen basieren auf keinen anatomischen Befunden. Dass unsere Darlegungen zufälligerweise mit den anatomischen Beobachtungen übereinstimmen, dient unserer Theorie gewiss nicht zum Nachteil. Wir wissen ja aus anderen Fällen, dass die Anatomie manchmal, wenn auch im ganzen nur selten, den morphologischen Fakten entspricht.

Čelakovský hat auch die Abnormitäten der Art *R. Hypoglossum* studiert; es stand ihm aber nur ein ungenügendes Material zu Gebote, namentlich fehlten ihm die Fälle, wo in dem Ausschnitte beider Zipfel zwei Bracteen vorkommen. Er hatte bloss die Fälle vor Augen, wo sich das Laubblatt in zwei Zipfel teilte. Er vermutete auch unrichtigerweise, dass die Stützbractee am Laubblatte ursprünglich seitwärts stand und sich erst später, in die Mediane hinübergeschoben hat. Die übrigen Details siehe in meiner Arbeit aus dem J. 1903.

Unterhalb des Endlaubblatts bei *R. aculeatus* (Fig. 12) pflegt ein kleineres, seitliches Laubblatt zu sehen zu sein, welches so aussieht, als ob es aus dem Endlaubblatte herausgeschnitten wäre. Das sieht Čelakovský als einen Beweis an, dass die am Ende des Stengels stehenden Laubblätter Bestandteile eines einzigen, in Abschnitte geteilten Phyllokladiums seien. Wir dagegen erblicken darin eine Bestätigung unserer Anschauung, dass bei dem blütentragenden Laubblatte der Gatt. Ruscus die terminal gestellte Bractee flügelförmig am Stiele der Inflorescenz so herabläuft, wie hier das Terminallaubblatt tief auf einer Seite am Stengel herabläuft. Dass es nicht auf der anderen Seite herunterläuft, ist natürlich, weil eben dort das seitliche Laubblatt steht (Fig. 12, k') und demnach keinen Platz zur Decursion findet. Und so entsteht das scheinbare Bild, als ob das Seitenlaubblatt aus dem terminalen herausgeschnitten wäre.

Schliesslich müssen wir noch eine eigentümliche Modifikation des Terminallaubblatts am Stengel des R. aculeatus erwähnen. Wir finden nämlich manchmal terminale Laubblätter, welche 3 gleiche Kiele oder Spreiten zeigen. Das konnte nur dadurch erfolgen, dass über der mittleren Rippe ein mächtiger Kiel aufwuchs. Häufig kann man (auch an den seitlichen Laubblättern) alle möglichen Übergänge beobachten, wo tatsächlich über der Mittelrippe sich langsam der Kiel erhebt. Wir haben schon in dem Kapitel über die monofacialen Blätter auf solche Blattbildungen bei

verschiedenen Iridaceen hingewiesen — es liegt daher hier nichts überraschendes vor. Auch bei den Kelchblättern und Karpellen pflegt diese Erscheinung ziemlich häufig zu sein.

Aus unserer ganzen Studie über die Phyllokladien in der Verwandtschaftsgruppe der Asparageen geht also klar hervor, dass hier zwar wahre Phyllokladien vorkommen (so bei Asparagus und Myrsiphyllum), aber dass es bei den Gattungen Ruscus, Danaë und Semele Blätter sind, welche sich in einer Terminalstellung befinden, wie bei den benachbarten Gattungen Polygonatum und Uvularia.

3. Die Sprossranken.

Ebenso, wie die Blätter, können sich auch die Sprosse in Ranken umwandeln, wobei allerdings die Blätter vollständig abortieren oder stark verkümmern, weshalb nur die morphologische Untersuchung über ihre Achsenbedeutung Aufschluss geben kann. Interessant ist, dass auch die Form der Achsenranken jener der Blattranken gleich ist. Wir haben hier ebenfalls windende und Hakenranken oder Haftscheibenranken. Sobald die Pflanze einen geraden, nicht windenden Stengel oder Stamm besitzt, verliert sie auch die Ranken. Das sehen wir bei den Gattungen *Cissus*, *Vitis*, *Lathyrus*, *Vicia* u. a. Manchmal geschieht es, dass die Sprossranken sich mit den Blattranken kombinieren (siehe die Cucurbitaceen in dem, über die Sympodien handelnden Kapitel).

Die Sprossranken sind bald einfach, bald zusammengesetzt, d. h. verzweigt. Ein Beispiel der letzterwähnten haben wir bei der Gattung *Vitis*. Dass sie hier von Sprossnatur sind, geht nicht nur aus ihrer Stellung an der Achse, sondern auch aus den Schuppen, welche unter den einzelnen Zweigen sichtbar sind, hervor. Ausserdem geschieht es häufig, dass mancher von den unteren Zweigen der Inflorescenz sich ebenfalls in eine Ranke verwandelt. Bei einigen Arten der Gattungen *Quinaria* bilden sich am Ende der fadenförmigen Ranken Haftscheiben, womit sich die Pflanzen an glatten Flächen überaus fest anmachen. Nach der Anheftung verholzt und verhärtet die Ranke, so dass sie von dem Substrate gar nicht losgerissen werden kann (siehe Lengerken, Bot. Ztg. 1885). Die Ranken mit Haftscheiben sind entweder gerade, nicht windend, oder gleichzeitig empfindlich und windend. Interessant ist, dass sich die Haftscheiben bei einigen Arten erst bei der Berührung entwickeln, während sie bei anderen (*Qu. tricuspidata* S. Z.) bereits vor der Berührung entwickelt sind (Fig. 392) — was auf ein ererbtes Merkmal hinweist. Eine sehr sonderbare Achsenmetamorphose haben die Rankenzweige der Art *Pterisanthes Miquelii* Planch. (siehe Gilg, Engl. Fam. III. 5. 446) angenommen. Hier verwandeln sich einige Zweige in ein mehrflügeliges Band, an dessen Rand die gestielten männlichen Blüten sitzen, während die Zwitterblüten auf der Fläche

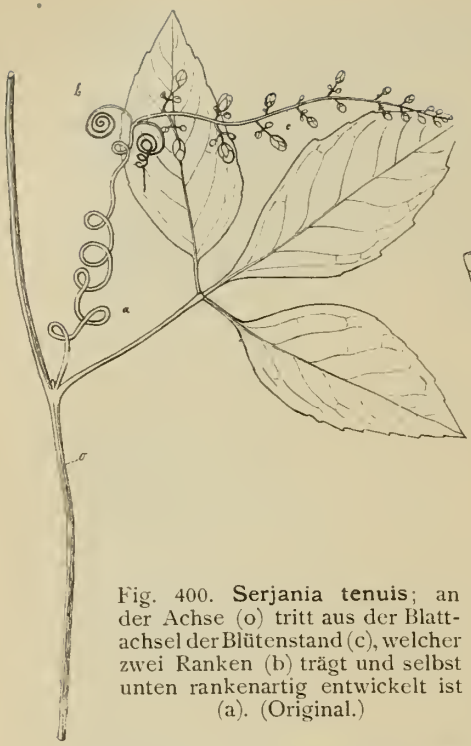


Fig. 400. **Serjania tenuis**; an der Achse (o) tritt aus der Blattachsel der Blütenstand (c), welcher zwei Ranken (b) trägt und selbst unten rankenartig entwickelt ist (a). (Original.)

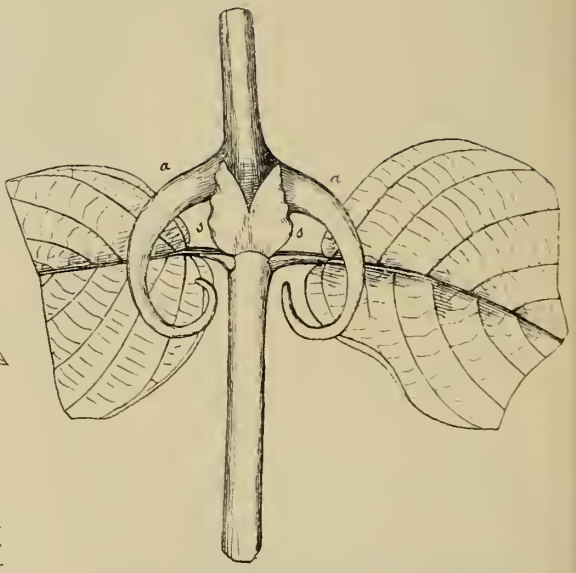


Fig. 401. **Nanolea insignis**. Oberhalb der Blattachsel mächtige Hakenranken (a), s) Stipulae. (Original.)

des Bandes Platz nehmen. Wir müssen darin offenbar eine Verblattung der Achse auf die Art der Fasciation erblicken.

Die Ranken der Gattung *Passiflora* und ihrer Verwandtschaft sind immer einfach. Manchmal geschieht es, dass der Blütenstand in eine Ranke übergeht. Auch bei *Brunnichia cirrhosa* Banks. (Polygonac.) verwandelt sich der reiche, traubenförmige Blütenstand in eine Ranke.

Es geschieht häufig, dass die Ranken den Blütenstand begleiten. *Paullinia pinnata* L. (Sapindac.) und andere Arten dieser Gattung besitzen z. B. zwei spiralig zusammengerollte Ranken an der Basis der traubenförmigen Inflorescenz. *Serjania tenuis* Radl. aus derselben Familie trägt zwei ähnliche Ranken unter dem Blütenstande, ausserdem aber ist auch der Stiel der letzteren selbst (Fig. 400, *a*) rankenförmig entwickelt. *Hippocratea cymosa* Wlld. Dur. erzeugt zwar keine besonderen Ranken, aber die blattlosen Blütenzweige winden sich sofort im halben oder ganzen Umfange um Gegenstände, wo immer sie dieselben erfassen.

Hugonia Mystax L. (Linaceae — Ind. orient.) zeigt an den strauchartigen Zweigen wagrecht abstehende, mit einem kurzen Blatt- und Blütenbüschel abgeschlossene Zweige, unterhalb welcher sich zwei gegenständige, hakenförmige Ranken befinden. Eine noch auffallendere Gestalt kommt bei den Hakenranken der exotischen *Nanolea insignis* B. (Rubiac. — Brasilien) zustande. Sie sitzen hier als mächtige, harte, ein wenig abgeflachte Haken etwas höher oberhalb der Achsel (Fig. 401). Manchmal

Fig. 402. **Artabotrys madagascarensis**. Sonderbare Bildung von Hakenranken. (Original.)

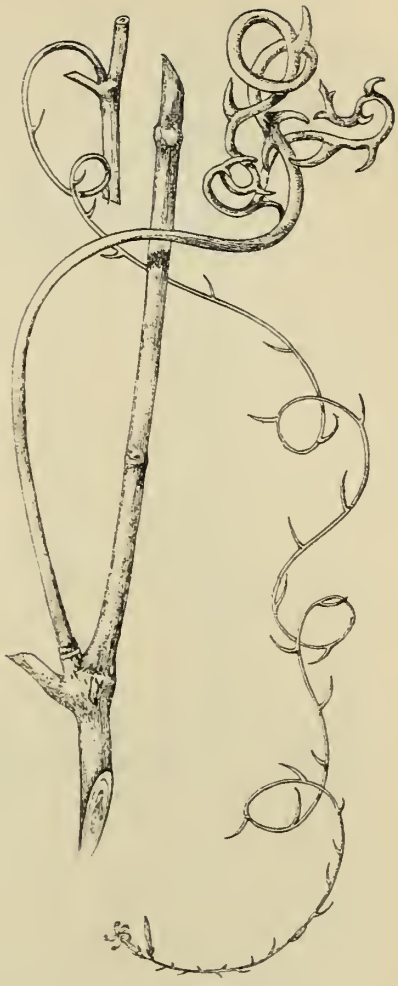


Fig. 403. **Landolphia Dawei** Stpf. Dorn- und blütentragende Ranke. (Nach Chevalier.)

sitzt an ihrem Ende das Blütenköpfchen. Überhaupt sind hakenförmige Rankenbildungen bei vielen tropischen Lianen verbreitet.

Auch die Modifikation, wie sich uns dieselbe bei *Artabotrys madagascarensis* Miq. (Anonac.) darbietet, ist in der tropischen Flora keine Seltenheit. Hier sind nämlich ganze beblätterte Zweige entwickelt, welche gewöhnlich mit einer Blüte abgeschlossen und so wie die Ranken empfindlich sind. Wo immer sie mit benachbarten Gegenständen in Berührung kommen, winden sie sich sofort in einem Kreise und werden dieselben dann an den betreffenden Stellen dick und holzig, wodurch mächtige, hakenförmige Schlingen entstehen, mit welchen sich die Schlingpflanze überaus fest an anderen Bäumen und Sträuchern anmacht (Fig. 402).

Eine interessante Form von Sprossranken beschreibt Chevalier bei *Landolphia Dawei* Stapf, einer Kautschuk liefernden Liane des tropischen Afrikas (Apocynac.). Dieselbe besitzt axilläre, überaus lange, an den Seiten mit harten, rückwärts gerichteten Dornen dicht besetzte

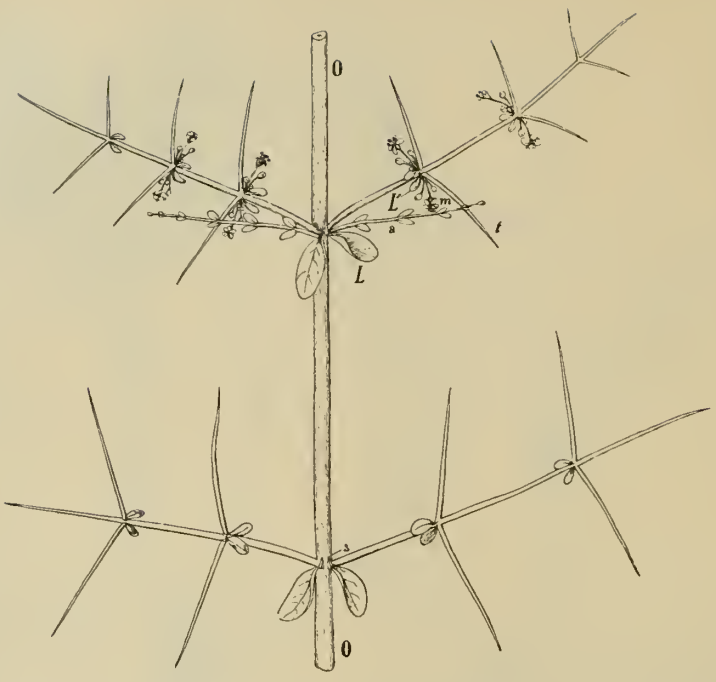


Fig. 404. **Adolia infesta** Meisn. Alle Seitenzweige sind verdornt; a) Serialspross, nicht verdornt, in der Blattachsel (L') ist der erste Zweig (t) verdornt, die Inflorescenz (m) unter demselben serial gestellt, s) Stipulae. (Original.)

Ranken (umgewandelte Seitenzweige); sie selbst enden mit 1—2 Blüten. Zur Zeit vollständiger Entwicklung verstärkt sich die Ranke bedeutend und wird dieselbe, indem sie sich an benachbarten Gegenständen festhält, holzig (Fig. 403).

Bezüglich der Details über die lianenartigen Pflanzen siehe die Arbeit Schencks.

4. Die Stammdornen.

So wie die Blätter, können sich auch ganze Achsen in Dornen verwandeln (Fig. 404). Diese Gebilde pflegen häufig beträchtlichere Dimensionen anzunehmen und verleihen der Pflanze nicht selten einen eigentümlichen Habitus (Gleditschia, Prunus spinosa, Crataegus u. s. w.). Ihre biologische Bedeutung ist dieselbe, wie bei den Blattdornen. Interessant ist, dass viele kultivierte Bäume und Sträucher in der Kultur keine Dornen entwickeln, während sie im wildwachsenden Zustande sehr dornig sind (Prunus domestica, Pirus Malus, Pirus communis, Olea europaea u. a.). Ein trockenes, sonniges und warmes Klima befördert die Dornbildung im Allgemeinen (auch der Blatt- und Nebenblattdornen). Die verdornten Zweige

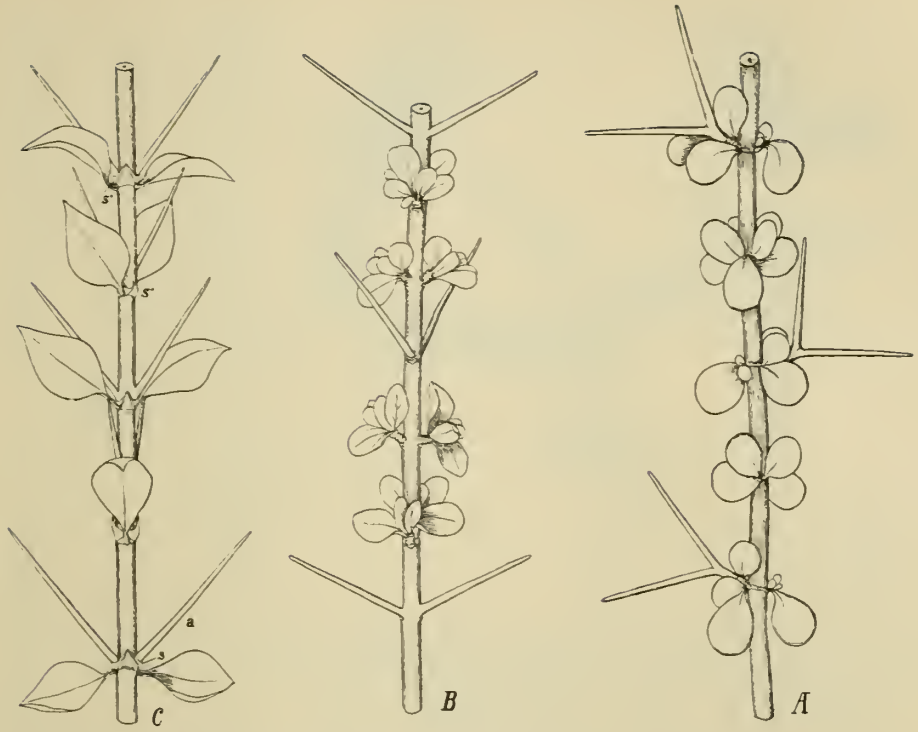


Fig. 405. Beispiele von Sprossdornen. A) **Scolosanthus versicolor** Vahl. B) **Randia aculeata** L. C) **Catasbaea parviflora** Sw., a) Sprossdorn, s) Stipulae, zweinervig und in zwei Teile zerrissen, s') dieselben noch eine einzige, zweinervige Stipula darstellend. (Original.)

wachsen am Strauche oder Baume immer an bestimmten Stellen, woraus am besten zu ersehen ist, wie die verschiedenen Funktionen der Pflanze auf bestimmte Organe verteilt sind. So folgt bei *Randia aculeata* (Rubiac.) nach zwei Paaren verkürzter, beblätterter Zweige ein Paar einfacher und blattloser Dornen (Fig. 405). Ähnlich bei *Scolosanthus versicolor* Vahl (Rubiac. — Portorico), wo nach einem Paar verkürzter, beblätterter Zweige ein Paar folgt, dessen eine Seite sich in eine verkürzte, beblätterte Achse verwandelt, die andere aber mit einer Gabel blattloser, eine verkümmerte Terminalknospe tragender Dornen abgeschlossen und mit einem Blattpaar an der Basis versehen ist (Fig. 405). *Arduina bispinosa* L. (Apocynac.) besitzt lederartige Blätter in zwei Paaren (Fig. 406). In der Blattachsel (*L*) an der Achse (*O*) erscheinen zuerst die Zweige (*a*); mit den Blättern (*L*) wechseln weiter kleine Schuppen (*b*) an der Achse (*O*) ab, in deren Achseln treten erst die dornigen Gabeln (*m*) hervor. Die Terminalknospe (*O*) abortiert vollständig. Die dornigen Gabeln zeigen in der Jugend Stützbrakteen (*c*), welche aber bald abfallen. Der Vegetationsgipfel der Gabelachse abortiert ebenfalls. Infolgedessen weist dieser Strauch durchweg gabelig geteilte Zweige auf, zwischen denen und am Ende derselben ein Dornenpaar steht.

Fig. 406. **Arduina bispinosa** L. Auf dem Stamme (O) sitzen die Blätter (L), in deren Achsel die Zweige (a) hervortreten, nach den Blättern (L) folgt Schuppenpaar (b), in dessen Achsel die gabeligen Sprossdornen (m, c) hervorwachsen. (Original.)

Randia tetracantha DC. (Mexiko) trägt am Ende der Zweige immer 4 Dornen, welche aus der Achsel der 2 genäherten Blattpaare hervorkommen. Anderwärts treten einfache Dornen in der Achsel eines jeden Blattes an den Zweigen (Maclura, Catasbaea spinosa, C. parvifolia, Castela Tweedii Pl. u. a. m.) hervor. *Bauhinia guaranitica* Ludm. trägt in der Blattachsel zwei Dornen, zwischen denen die Knospe in der Mediane verkümmert. Ähnlich verhält sich *Prosopis dulcis* (Mimosac. — Fig. 407).

Die Dornen sind entweder vollkommen blattlos (Gleditschia) infolge der Abortierung der Blätter, oder sie tragen nur verkümmerte, gewöhnlich später abfallende Blättchen. *Crataegus* trägt an der Basis der Dornen ganz gut entwickelte Blätter, während am Ende der Dornen die Blätter verkümmert sind. Ja in der Jugend, während die Basalblätter noch in der Entwicklung begriffen sind, kann der, zur Bildung des Dorns bestimmte Zweig durch Abschneidung der Hauptachse, auf welcher er sitzt, noch zu einem normalen, beblätterten Zweig aufwachsen.

Die Dornen bleiben entweder einfach, oder sie verzweigen sich (Adesmia trijuga Gill. Papilionac.). Genista germanica L. (Fig. 408) besitzt ebenfalls verzweigte Dornen, welche aus den Achseln der vorjährigen Blätter herauswachsen (*d*). Unter den Zweigen sitzen noch die Serialknospen (*c*), welche jedoch verkümmern. Auch unter dem Hauptdorne wächst eine Serialknospe (*a*), welche sich dann in einen beblätterten oder blühenden Zweig verlängert.

Überhaupt kann man bemerken, dass an dornigen Bäumen und Sträuchern sich fast durchweg entweder unter dem Dorn Serialknospen oder auch seitlich an der Dornbasis selbst Knospen bilden, aus denen dann entweder Blüten (Blütenstände) oder beblätterte Zweige aufwachsen. Einen solchen Fall haben wir an der nordamerikanischen *Adolia infesta* Meisn. (Rhamn. — Fig. 404), wo an den Seitenzweigen auch Serialblütenknospen

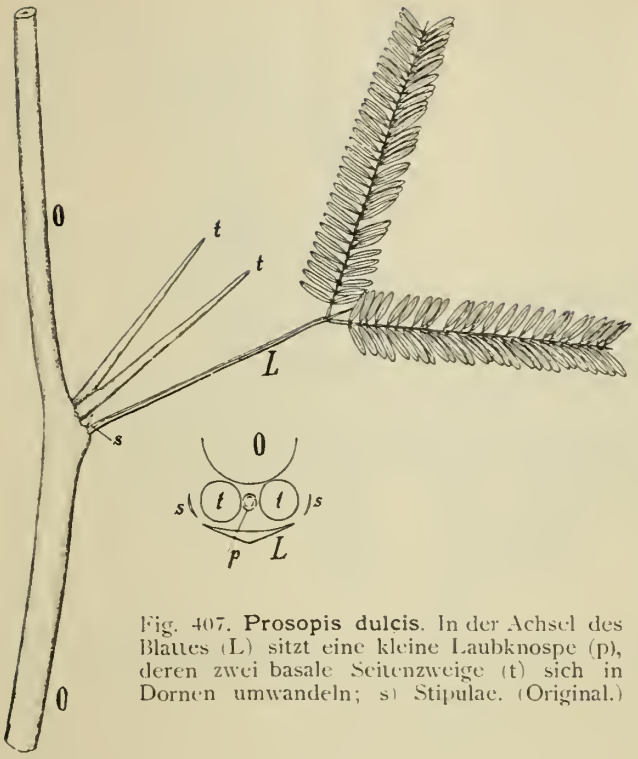


Fig. 407. **Prosopis dulcis.** In der Achsel des Blattes (L) sitzt eine kleine Laubknospe (p), deren zwei basale Seitenzweige (t) sich in Dornen umwandeln; s) Stipulae. (Original.)

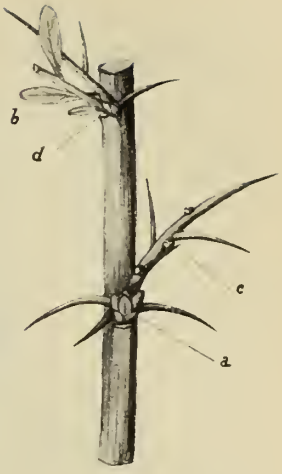


Fig. 408. **Genista germanica.** In der Achsel des vorjähr. Blattes (d) wächst ein verzweigter Dorn, unter diesem beblätterter und blütentragender Serialzweig (a, b); c) Serialknospe unter dem Seitendorn. (Original.)

hervorkommen, während sich an dem Hauptzweige aus ähnlichen Knospen Innovationszweige entwickeln. Hier sieht man zugleich das Beispiel eines Strauchs, dessen Zweige insgesamt verdornt und wo die Blätter an denselben verhältnismässig verkümmert sind. Auch anderwärts im Bereiche der xerophilen Floren gibt es der Fälle genug, wo ein ganzer Strauch verdornt und dessen Blätter verkümmern. Beachtenswert ist in dieser Beziehung der in den neumexikanischen Wüsten lebender Strauch *Holacantha Emoryi* A. Gr. (Simarubac.), welcher gänzlich blattlos und mit riesigen Dornen ausgerüstet ist. Einige amerikanische Arten der Gattung *Celtis* tragen an den Zweigen ebenfalls 1—2 holzige, manchmal hakenförmig zurückgebogene Dornen. Unterhalb derselben erscheinen dann in zweizeiliger, serialer Anordnung die Blüten- und Vegetativknospen. Die Sprossdornen pflegen fast durchweg nur an den Zweigen gestellt zu sein, bei dem chinesischen Baum *Gleditschia macracantha* Dsf. zeigen sich aber mächtige und verzweigte Dornen auch auf dem kahlen Stamme, indem sie zumeist mit den Spitzen herunter gewendete Büschel bilden. Dadurch wird der Stamm unzugänglich.

5. Rhizome und Achsenausläufer.

Aus den grundständigen oder unterirdischen Achsenteilen treiben bei vielen Arten Achsen, deren Wachstum mehr oder weniger plagiotropisch

ist. Von Gestalt sind sie zylindrisch, korallen-, faden- oder strickförmig etc. Sie verlaufen entweder bloss unter der Erde oder kriechen oberhalb derselben. Im ersteren Falle pflegen sie nur mit blassen Schuppen (umgewandelten Blättern) besetzt zu sein, deren Funktion darin besteht, vorerst den Vegetationsgipfel und dann eventuell die Achselknospe zu schützen. Solche Achsen heissen allgemein Rhizome.

Beispiele von Rhizomen könnten wir in Unzahl anführen; Scirpus paluster, Convallaria, Epilobium angustifolium, Oxalis Acetosella, Adoxa Moschatellina, Triticum repens, Mercurialis perennis, Paris quadrifolia, Scutellaria hastifolia, Artemisia pontica, Convolvulus arvensis u. s. w. Sie haben häufig eine faden- oder strickförmige Form und verbreiten sich weit unter der Erde, indem sie der vegetativen Vermehrung der Pflanze dienlich sind. Deshalb sehen wir in der Regel ähnliche Pflanzenarten an einem Standorte in dichten Kolonien wachsen. Eine ganze derartige Kolonie hängt ursprünglich durch gemeinsame Rhizome zusammen und entstand aus einem einzigen Individuum. Die Zusammensetzung dieser Rhizome ist bald mono- bald sympodial und die Erneuerung der oberirdischen Achsen ebenfalls, je nach den Arten, verschieden. Bald tritt das Ende des Rhizoms über die Erdoberfläche hervor und verwandelt es sich dann in einen beblätterten Stengel, bald wachsen die letzteren aus Seitenknospen heraus u. s. w. Manchmal verwandelt sich das faden- oder strickförmige Rhizom am Ende in eine Knolle, wie wir noch in dem nachfolgenden Kapitel hören werden.

Aus den Rhizomen treiben allerdings Adventivwurzeln. Es geschieht aber auch, dass das Rhizom selbst dicht von Wurzelhaaren besetzt ist und so die Funktion der Wurzeln versieht. Nebenbei bilden sich aber auch noch unterirdische wahre Wurzeln (Mercurialis perennis, Glycyrrhiza, Vicia tenuifolia). In welchem biologischen Verhältnisse sich die beiden genannten Kategorien von Organen befinden, ist mir nicht bekannt.

Es gibt aber im Gegensatze hiezu auch Rhizome, welche überhaupt niemals Wurzeln entwickeln, weshalb die Pflanze eigentlich wurzellos ist, wobei das Rhizom selbst als Wurzel fungiert. Wir haben diese Erscheinung schon bei den Kryptogamen (bei der Gattung Psilotum) kennen gelernt. Bei den Phanerogamen gibt es ein schönes Beispiel hiefür bei den bekannten, nicht grünen Orchideen *Coralliorhiza* und *Epipogon* (Fig. 409), welche, wie bekannt, im Waldhumus vorkommen. Das Rhizom der erstgenannten ist vielfach verzweigt, ziemlich fleischig, Korallen nicht unähnlich. Winzige, angedrückte Schüppchen decken den Scheitel der Zweige und unterhalb dieses letzteren sowie an den Seiten bemerken wir Bündelchen feiner Wurzelhaare. Das Rhizom des *Epipogon* ist dem eben beschriebenen ähnlich, aber fast auf der ganzen Oberfläche mit Härchen bedeckt.

Die unterirdischen Rhizome sind häufig verdickt, mächtig, zylindrisch und bilden gewissermassen den Übergang zu den Knollen. Beispiele findet man an *Iris germanica*, *Acorus Calamus*, *Polygonatum officinale*, *Symphytum tuberosum* u. a. Wenn ein solches Rhizom sympodial zusammengesetzt ist,

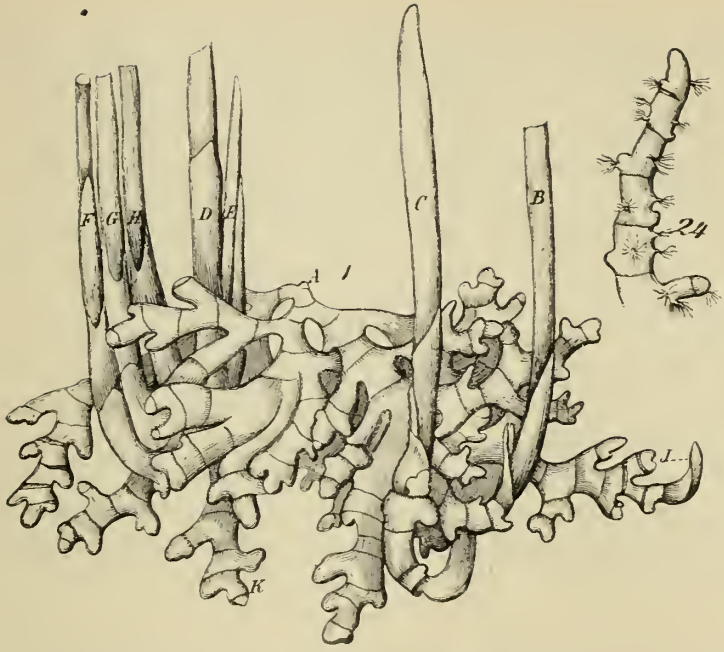


Fig. 409. **Coralliorhiza innata**, 1) ein kräftiges Blütenexemplar im Juni, A) Endpunkt der unterird. Achse, B—H) Blütenstengel, J, K) Endknospen. 24) Haarbüschel am Rhizomzweige. (Nach Irmisch.)

so sehen wir an dessen Oberfläche grosse, rundliche Narben (Polygonatum) nach den abgefallenen beblätterten, oberirdischen Stengeln der vorangehenden Jahre.

Selten wann treibt eine, unterirdische Rhizome bildende Pflanze auch kriechende, oberirdische Ausläufer. Manchmal erfolgt dies ausnahmsweise. So treibt *Phragmites communis* in normalem Zustande über einen Meter lange, strickförmige, schuppige Rhizome, welche den umliegenden Boden überallhin durch und durchdringen. Aus diesen Rhizomen kommen die oberirdischen Pflanzen auf. Wenn aber der Sumpf austrocknet, so wachsen aus der Basis der oberirdischen Achse bis 10 *m* lange, an der Oberfläche des Bodens hinkriechende und sich bewurzelnde Ausläufer, aus deren Schuppen senkrechte, beblätterte Halme hervortreten. In normaler Weise tut dies die gemeine *Veronica Chamaedrys* L. Diese treibt zweierlei sterile Ausläufer: die einen sind oberirdisch, kleinblättrig und wurzelnd, die anderen blass, unterirdisch, nur mit blassen Schuppen bedeckt, zuletzt mit dem Ende ober die Erde tretend. Dies geschieht so hauptsächlich an den jüngeren Stöcken.

Auf der Erde kriechende, wurzelnde, mit vollkommenen oder reduzierten Blättern besetzte, ebenfalls der vegetativen Vermehrung der Pflanze dienliche Sprosse nennt man Ausläufer (stolones). Diese verhalten sich verschiedentlich; entweder ist ihr Wachstum unbegrenzt (Potentilla reptans,

Lysimachia Nummularia) oder sie übergehen am Ende in eine Blattrosette, welche sich bewurzelt und schliesslich im nächsten Jahre einen neuen, blühenden Stengel treibt (Hieracium Pilosella, Androsace sarmentosa). Besonders beachtenswert ist die obengenannte alpine *Androsace*, welche aus der grundständigen Blattrosette auf alle Seiten hin dünne Ausläufer treibt, welche blattlos sind und mit einer Blattrosette für das nächste Jahr endigen Ganz ähnliche Verhältnisse sind bei *Saxifraga flagellaris* vorhanden.

Die Art und Weise der Bewurzelung, Verzweigung und Bildung der Innovationsknospen und Stöcke ist allerdings, je nach der betreffenden Pflanzenart, eine sehr verschiedene. Nur beispielsweise führen wir da die Ausläufer der Erdbeere (Fragaria vesca) an. Wie bekannt entspringen aus den blühenden Stöcken bis 2 *m* lange, fadenförmige Ausläufer, vermittelst welcher sich die Pflanze an ihrem Standorte in erstaunlicher Weise vermehrt. Diese Ausläufer tragen nur verkümmerte Niederblätter (welche eigentlich Nebenblätter mit borstenförmiger Spreite zwischen beiden Gipfeln sind). Der Ausläufer schliesst bei dem zweiten Nodus mit einer Blattrosette ab, aus der Achsel des Niederblatts aber treibt ein neuer Ausläufer hervor, welcher abermals bei dem zweiten Nodus mit einer Rosette endigt u. s. w. Es ist also der ganze lange Ausläufer von Fragaria sympodial zusammengesetzt. Aus der Achsel der ersten Schuppe kann sich sodann der Ausläuferzweig verzweigen. Wenn die Rosette hinreichend erstarkt und aufgewachsen ist, so beginnen aus ihrer Basis zahlreiche Adventivwurzeln zu spriessen und so ist der neue Stock angelegt. Die Ausläufer sterben auf den Winter ab und die Rosetten blühen im Frühjahr auf.

Die kriechenden Ausläufer erreichen manchmal eine grosse Länge, so werden sie z. B. bei manchen Arten der Gattung *Rubus* (R. caesius, Radula, bifrons) bis 7 *m* lang.

Es ist richtig, dass die Ausläufer sich hauptsächlich bei Pflanzen bilden, welche auf feuchtem, etwas schattigem Boden vorkommen, aber es gibt auch Pflanzen, welche auf den ausgedörrtesten, sonnigen Standorten wohnen und dennoch sehr lange, sterile Ausläufer treiben. Hieher gehört eine ganze Reihe von Arten der Gattung *Thymus* (*T. praecox* Opiz, *T. striatus* Vahl, *T. hirsutus* M. B., *T. carnosulus* Vel. u. a. m.), welche selbständige Gruppen bilden und von der umgebenden Vegetation nicht verdunkelt werden.*)

Übrigens gibt es auch unter den xerophilen Pflanzen genug solcher Arten, welche sterile, plagiotropische Ausläufer bilden. Wir führen beispielsweise bloss an: Hieracium Pilosella, Veronica officinalis, Dianthus caesius, D. petraeus, Cerastium Biebersteinii, C. pensilvanicum, Cytisus biflorus, Sempervivum soboliferum u. s. w. Das sind durchweg Pflanzen, welche überhaupt auf feuchtem, schattigem Boden gar nicht leben würden.

---

*) Siehe hierüber die unrichtigen Angaben Goebels in dessen Organographie Seite 641.

Die plagiotropischen Ausläufer verhalten sich gegenüber der Beleuchtung, der Feuchtigkeit und Lage in verschiedener Weise, was aber in das Gebiet der Physiologie angehört.

Nur selten geschieht es, dass auch die Sträucher oder Bäume sterile, unterirdische oder oberirdische Ausläufer treiben. Es sind dies einige Palmen, welche solche unterirdische Rhizome besitzen, die dann am Ende über die Erde heraustreten (*Metroxylon Rumphii* Mart. u. a.). Der nordamerikanische Strauch *Diervilla sessilifolia* Buckl. treibt lange, strickförmige, beschuppte, unterirdische Rhizome, aus denen gleichfalls oberirdische Zweige heraustreten. Auch *Lonicera japonica* Theb., obgleich sie strauchartig ist, treibt oberirdische, beblätterte Ausläufer, welche bis 4 *m* lang werden, sich bewurzeln und neuen Sträuchern Ursprung geben. Ähnliche oberirdische, beblätterte Ausläufer findet man bei dem bekannten giftigen Strauche *Rhus Toxicodendron* L. (Amer. bor.). Das gleiche gilt von *Cornus stolonifera* Mchx. und *Nyssa multiflora* Wng. (Cornac.). In der tropischen Flora verschiedener Länder wird es ähnlicher und sicherlich interessanter Beispiele noch genug geben.

6. Die Achsenknollen.

Ebenso wie sich die Wurzeln in verdickte Knollen umwandeln, welche der Pflanze als Speicherorgane dienen und wie zu demselben Zwecke die Blätter in Gestalt fleischiger Schuppen in den Zwiebeln sich verdicken, können auch die Sprosse sich in Knollen verwandeln. Die Knollen haben beiläufig eine kugelige Form und sind entweder eine Umwandlung des Rhizoms, mit welchem sie dann zusammenhängen und aus dem gewöhnlich neue Rhizome sich bilden, oder ein verdickter Basalteil der Achse, aus welcher sodann die oberirdische Achse aus den Innovationsknospen in bestimmten Perioden neuerdings nachwächst. Als Beispiel des erstgenannten Typus kann uns *Solanum tuberosum* und als Beispiel des letzteren *Crocus* und *Arum* dienen. Den ersteren Typus könnten wir mit dem speziellen Terminus Rhizomknollen bezeichnen.

Es ist bekannt, dass aus der Basis des oberirdischen Stengels von *Solanum tuberosum* unterirdische, mit blassen Schuppen besetzte Rhizome treiben, welche sich zu kugeligen Knollen verdicken, auf welchen wie auf wahren Achsen verkümmerte Schuppen in regelmässiger phyllotaktischer Anordnung sitzen und wo in den Achseln dieser Schuppen Innovationsknospen sich befinden. Die Knolle kann sich nach dem Absterben des Rhizoms von der Pflanze abtrennen und lange Zeit hindurch ruhen. Wenn sie wieder in die Erde gelangt, so treibt sie aus den Knospen zuerst ein schuppiges Rhizom, welches aber sofort der Oberfläche des Bodens zustrebt und direkt zu einem oberirdischen, beblätterten Stengel aufwächst. Auch aus den zerschnittenen Knollenteilen kann aus den Knospen eine

Fig. 410. Beispiele von Rhizomknollen. Links **Circaea alpina** L.; rechts **Cyperus esculentus** L., a) Rhizompartie, b) Adventivwurzeln, c) Hüllborsten; in der Mitte **Sagittaria sagittaefolia** L., d) Rhizom, c) Knolle, b) Niederblatt, a) Laubblatt. (Original.)

gesunde Pflanze aufwachsen. Interessant ist, dass die Bildung der Knollen sich bei einigen Abarten der Kartoffel auch auf die beblätterte oberirdische Pflanze überträgt. Eine solche Pflanze trägt dann in den Blattachseln je eine grosse Knolle (siehe Vilmorin, Bullet. de la Société bot. de France 1905).

Ein anderes Beispiel von Rhizomknollen haben wir an *Cyperus esculentus* (Fig. 410). Hier verdickt sich in ähnlicher Weise das Ende des schuppigen Rhizoms zu einer länglich-elliptischen Knolle, an welcher die Narben der abgestorbenen Schuppen und Adventivwurzeln zu sehen sind. Die Terminalknospe ist von borstenförmigen Fransen eingehüllt, welche Nerven der ursprünglichen häutigen Schuppen sind. Diese Knollen sind, wie bekannt, essbar.

Ein drittes Beispiel bietet uns *Circaea alpina* (Fig. 410). Diese Pflanze treibt eine grosse Menge fadenförmiger, entfernt kleinschuppiger Rhizome, welche zum Schlusse des Sommers am Ende ein viereckiges, 2—3 Schuppenpaare tragender, die Terminalknospe deckender Knöllchen bilden. Wenn auf den Winter die dünnen Rhizomfäden absterben, so liegt in der Dammerde eine Menge loser derartiger Knöllchen, welche durch das Wasser samt der Erde auf andere Standorte fortgetragen werden können. Im Frühjahr keimt aus ihnen ein neues Rhizom und aus diesem eine neue oberirdische Pflanze auf. Auf diese Weise vermehrt sich die genannte Pflanzenart vegetativ sehr energisch.

Hier könnten wir auch noch die Knollen der gemeinen *Sagittaria sagittaefolia* (Fig. 410) anführen, welche fast kugelig, haselnussgross sind und sich an schuppigen, im Schlamme unter dem Wasser hinkriechenden

Rhizomen bilden. Sie sind mit einer in Schuppen eingehüllten Terminalknospe versehen. Im Frühjahr keimt aus denselben eine neue Pflanze auf.

Die Achsenknollen, deren Vertreter *Crocus* und *Arum* sind, stellen, wie schon bemerkt worden ist, die verdickte Basis des oberirdischen Stengels selbst dar und können allgemein Basalknollen genannt werden.

Derartige Knollen sind in der Pflanzenwelt sehr verbreitet und zeigen verschiedene Modifikationen, hauptsächlich darnach, wo und wie sich die Innovationsknospe bildet. Im ganzen kann man sagen, dass sie an der Oberfläche von Schuppen oder vertrockneten Basen der oberirdischen Blätter besetzt sind, in deren Achseln sich Knospen bilden, welche zu neuen Knollen aufwachsen können, was zur Folge hat, dass sich auch die Knollen zahlreich vermehren. Alle derartigen Knollenpflanzen zeigen ein periodisches Leben; viele von ihnen blühen zu einer und produzieren Blätter und Früchte zu anderer Zeit (siehe z. B. Colchicum). Eine überraschende Erscheinung in dieser Beziehung ist die ostindische, bei uns in den Glashäusern häufig kultivierte *Remusatia vivipara* Schott (Arac. — Fig. 4—6, Taf. IV). Aus einer, etwa kartoffelgrossen Knolle wächst im Feber aus der Terminalknospe ein, unten von einigen häutigen Schuppen eingehüllter, durch eine Spatha abgeschlossener Blütenschaft (4). Das ist das blattlose Blütenstadium. Nach dem Abblühen im Mai kommen aus der Knolle einige gestielte, grüne Blätter (5) zum Vorschein. Zu dieser Zeit stirbt die alte Knolle allmählich ab; unterhalb der Basis der oberirdischen Achse treibt sie dann eine Menge langer Wurzeln und die Achsenbasis beginnt sich zu einer neuen Knolle für das nächste Jahr zu verdicken. Das ist das Assimilations- und Innovationsstadium. Im November und Dezember ist die neue Knolle fertig (6); sie ist ganz blattlos und trägt bloss am Ende eine, von Schuppen eingehüllte Innovationsknospe und manchmal an den Seiten kleinere Knöllchen (*b*). Zu dieser Zeit treiben merkwürdigerweise aus den Schuppenachseln (bereits im Sommer angelegte) oberirdische, aufrechte, von häutigen Schuppen besetzte Achsen, an denen in den Schuppenachseln eine oder mehrere elliptische Knöllchen erscheinen, welche, wenn sie erwachsen sind, leicht abfallen. Sie sind von häutigen, in einen steifen, hakenförmig zurückgebogenen Stachel endigenden Schuppen besetzt. Mit Hilfe dieser Haken werden dann die Knöllchen an den Haaren der Tiere leicht vertragen. Dieses Winterstadium ist also nicht nur ein Ruhestadium, sondern auch ein Stadium der vegetativen Vermehrung. Alle diese drei Stadien stellen uns die Pflanze immer in einer anderen Gestalt vor.

Arum maculatum L. sowie andere knollentragende Araceen besitzen eine ähnliche Knolle, wie die eben beschriebene *Remusatia*. Wenn es im Sommer blüht, so entsteht eine neue Knolle wiederum aus der Basis der blühenden Achse — es sitzt also eine neue Knolle auf der alten. Wenn sie nicht blüht, so bildet sich zwischen den letzten Blättern die terminale Innovationsknospe. Auch hier entstehen zahlreiche, seitliche, kleinere Knöllchen aus der Schuppenachsel, so dass zuletzt auf dem Standorte aus einem

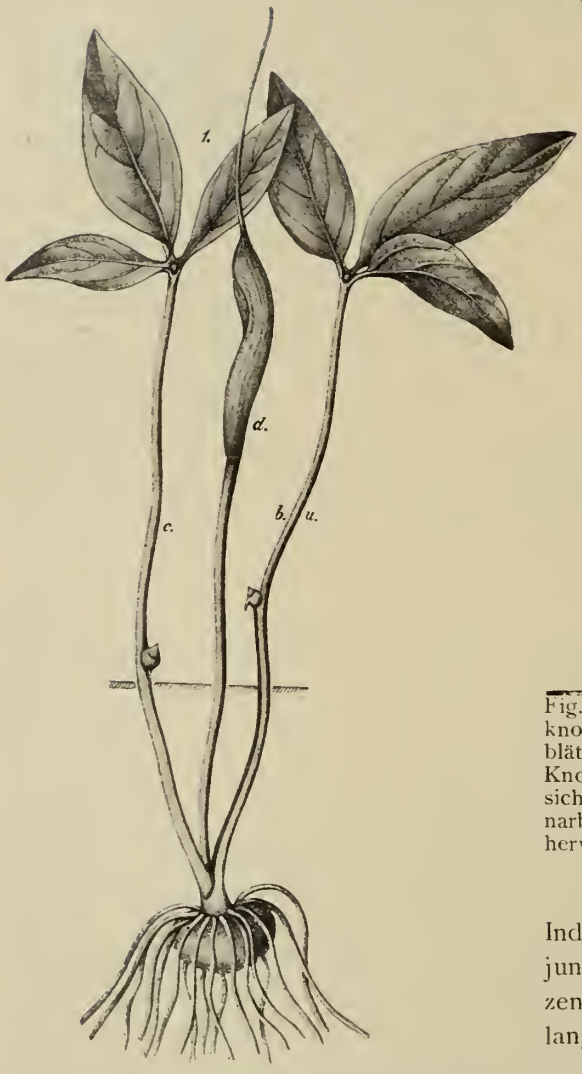


Fig. 411. **Pinellia tuberifera**, natürl. Gr., d) Inflorescenz, b, c) zwei Blätter, mit einem Knollenspross an der Spreitenbasis und dem anderen am Blattstiel; der rechte treibt eben die Adventivwurzel. (Nach Irmisch.)

Fig. 412. **Crocus vernus** L., a) Basalknolle, b) Niederblätter, l) Laubblätter, c) Vorblätter. Rechts die Knolle ohne Hüllschuppen, a') neu sich bildende Knolle, f) Schuppennarben, m) aus der Niederblattachsel hervorwachsende Seitenknospe, k) Zugwurzel. (Original.)

Individuum eine ganze Kolonie junger und entwickelter Pflanzen entsteht. Die ältesten gelangen allerdings zur Blüte.

So, wie die beschriebenen Gattungen der Araceen, verhält sich auch die chinesisch-japanische *Pinellia tuberifera* Ten. (Fig. 411). Diese Pflanze besitzt ebenfalls eine unterirdische, kugelige, sich in gleicher Weise erneuernde Knolle. Merkwürdigerweise aber bilden sich in der Regel an den Blattstielen und zwar dort, wo sich die Scheide zu einem soliden Blattstiel zusammenschliesst, exogen kleine, kugelige Knöllchen, welche manchmal schon am Blatte Seitenwurzeln treiben. Wenn das Blatt zu vertrocknen beginnt, so fällt das Knöllchen leicht ab und kann dasselbe dann zu einem neuen Individuum aufkeimen. Auch an der Basis der Spreite bildet sich

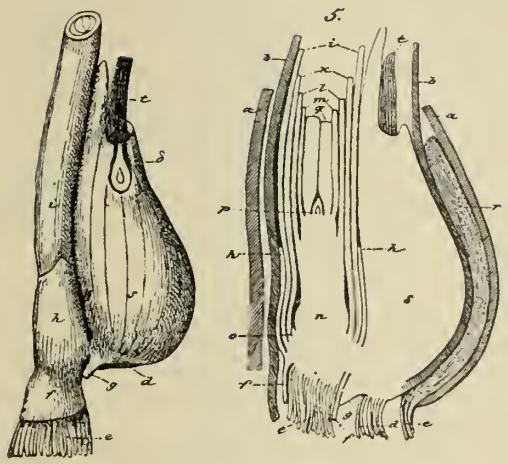


Fig. 413. Knollenbildung von **Colchicum autumnale**. Links die Knolle nach der Entfernung der Hüllscheide, rechts die Knolle im Längsschnitt. e) die Wurzeln unter der diesjährigen Pflanze, d) Wurzeln unter der vorjährigen Pflanze, c) Wurzeln unter den 3jährigen Knollenüberresten (r, a), f) Wurzelscheide, g) spitziger Fortsatz der Knolle (s), s) die vorjährige Knolle, b) ihre Hüllschuppe, t) ihr Blütenstengel, n) diesjährige Blütenstengelbasis, welche sich zur Knolle verdicken wird, h) die erste Hüllschuppe (zur Achse *s* adossiert), i, k, l, m) Laubblätter an der Achse (n), p) Endknospe dieser Achse, q) Achselblüten, o) Erneuerungsknospe als Achselknospe an der Achse (n) in der Achsel des Blattes (k). (Nach Irmisch.)

ein ähnliches Knöllchen. Es handelt sich hier also auch um Vermehrungsknollen. Weil dieselben stets an einem bestimmten Orte erscheinen und weil sie beide in gleicher Weise, wie die in den Achseln sitzende, normale Knospe orientiert sind und weil sie schliesslich in exogener Weise entstehen, so vermutet Irmisch, dass es accessorische, also keineswegs Adventivknospen sind.

Die Knöllchen der Gattungen *Crocus* und *Gladiolus* sind kugelig, in der oberen Partie ein wenig eingedrückt und dort mit einer Innovationsknospe versehen. Auf der Oberfläche sind sie mit trockenen Schuppen, von verschiedenartiger (netzförmiger, parallel geaderter, kreisförmiger oder der Länge nach zerfranster) Struktur besetzt, wornach auch die Arten gut unterschieden werden können. An der blühenden Achse bemerken wir zuerst einige häutige Schuppen (Fig. 412 *b*), dann zwei lange, grüne Blätter (*l*) und schliesslich die Blüte, welche unten 1—2 membranartige Vorblätter (*c*) tragen. In der Achsel des oberen Blatts sitzt eine kleine Innovationsknospe. Wenn die Pflanze abgeblüht ist, so bleiben die grünen Blätter längere Zeit am Leben und durch ihre Assimilationstätigkeit bildet sich an der Basis der Blütenachse eine neue, heurige Knolle, welche auf der alten, ausgesaugten sitzt. Aus den Basen der Schuppen (*b*) bilden sich trockene, faserige Hüllschuppen an der Knolle. Weil also die Innovationsknospe am Ende der Knolle sitzt und diese der Basis der heurigen Pflanze entspricht, so finden wir, dass bei Crocus und Gladiolus die alten Knollen eine auf der anderen sitzen.

Bei der Keimung legt sich die erste Knolle wie bei den obgenannten Araceen aus dem Hypokotyl an, was, wie schon im Kapitel über die Keimung gesagt worden ist, auch bei den Achsenknollen anderer Mono- und Dikotylen erfolgt.

Eine einigermassen abweichende Zusammensetzung der Knolle zeigt die Gattung *Colchicum* (z. B. C. autumnale L. — Fig. 413). Die Knollen dieser Pflanze stecken tief unter der Erde und wenn wir sie im Mai herausnehmen, so finden wir an deren Oberfläche eine grobe, braune, trockene Schuppe, welche die innere, eben einschrumpfende Knolle vom vorigen Jahre einhüllt. An dieser Knolle sitzt seitwärts die heurige, blättertragende Pflanze und zwischen den Blättern die reifende Kapsel.

Aus der Basis dieser heurigen Pflanze entsteht durch Verdickung und durch die Assimilationstätigkeit der heurigen, grünen Blätter eine neue, lebende Knolle. Diese Achse ist von aussen in ein Niederblatt *(h)* und in die scheidigen Blattbasen *(i, k, l, m)* eingehüllt. Die Achse *(n)* verwandelt sich in eine Knolle. An der Basis dieser Achse, in der Achsel des Blattes *(k)* bildet sich seitwärts die Innovationsknospe *(o)*. Es ist also die vorjährige Schuppe (*b*) der heurigen Blattscheide (*k*) gleich Aus der Innovationsknospe bildet sich im Herbst eine neue Achse, welche bereits wieder ein Niederblatt und einige junge Blätter anlegt; diese bleiben aber alle bis in den Winter unentwickelt, während die Blüte (oder auch mehrere Blüten) über die Erdoberfläche hervortreten und nach der Befruchtung auch die Frucht anlegen, welche erst im Frühjahr zur Reife gelangt. Es lebt sonach die blühende Pflanze im Herbst und die heranreifende Frucht im Frühling aus der im Sommer gebildeten Knolle. Im Mai gelangen auch die im Vorjahre angelegten Blätter zum Vorschein.

Weil die Innovationsknospe an der Seite der Knolle entsteht, so befinden sich die alten Knollen reihenweise nebeneinander.

Die sonderbarste Ausgestaltungsweise der Achsenknollen finden wir bei einigen Gattungen der *Colchicaceen*, so insbesondere bei der Gattung *Gloriosa* L. (Methonica Juss.) und *Merendera* Ram. Über beide hat Irmisch eingehende Studien angestellt und veröffentlicht. Die aus dem Samen aufgekeimte *Gloriosa* trägt ein längeres, scheidiges Keimblatt, eine lange Wurzel und ein erstes Laubblatt — also im wesentlichen alles, wie bei anderen Liliaceen. Nach dem ersten Blatt beginnt sich die Achse zu vergrössern und weitere grüne Blätter zu entwickeln (Fig. 414, *b, c, d)*. Zu dieser Zeit kann man beobachten, dass an der Basis des Stengels zwei fleischige, runde, ungleich grosse Auswüchse sich zu entwickeln anfangen *(c)*. Wenn wir das Wachstum dieser Auswüchse in der ersten Jugend verfolgen, so finden wir, dass es die verdickten Teile der Stengelbasis sind und zwar zwischen der Insertion des zweiten und dritten und teilweise auch vierten Blattes. Dies wird durch den Umstand bestätigt, dass das erste und zweite Blatt an der Basis unterhalb der beiden knollenartigen Arme eingefügt ist (II, *b*). Ebenso das zweite Blatt (*c*), welches sich aber durch das Wachstum beider Arme an der Basis sackförmig erweitert und beide Arme als zarte Membran einhüllt (II). Wenn wir diese Membran entfernen, so kommt an dem Ende des linksseitigen Armes eine hinaufgebogene Knospe (III, *k*) zum Vorschein, während am rechtsseitigen Arme

Fig. 414. Knollenentwicklung von **Methonica virescens**. I) Junge Keimpflanze, b, c, d) erste Blätter, i) Stengel, c) erste zwei Knollen die Blattbasis (b) durchbrechend, II) die zwei Basalknollen, c) zum Blatte (c) angehörend, b) Insertion des Blattes (b), H) Adventivwurzeln, III) älteres Stadium, c) Insertion des Blattes (c), d) die Blattbasis umfasst die rechte Knolle, K) die linke Knolle bildet eine Knospe, IV) Durchschnitt durch die rechte Knolle, um die junge Knospe zu sehen, V) zweijährige Pflanze im Herbste, g) alte abgestorbene Knollen, welche rechts und links diesjähriges Knollenpaar tragen, K) eben sich bildende Knospe. (Nach Irmisch.)

eine Leiste hervortritt, welche weiter an dem Stengel bis zur Insertion des Blattes fortläuft *(d)*. Durchschneiden wir das Ende des rechtsseitigen Armes, so ersehen wir, dass in der Leiste ein Kanälchen sich vorfindet, an dessen Ende eine kleine Knospe sitzt (IV, *k*). Daraus folgt nun, dass die Knospe (III, *k*) eine Achselknospe des Blattes *(c)* und die Knospe

Fig. 415. **Merendera sobolifera.** Aus der Mutterpflanze (I) kommen zwei sterile und ein Blütenspross (II) hervor; m) Niederblatt, a) Hüllschuppe an den Knollenarmen, b) entblösste Knolle. (Original.)

(IV, *k*) eine Achselknospe des Blattes (*d*) ist. Dieses Blatt ist zwar bis hoch oben am Stengel (I, *i*) inseriert, aber aus der Achsel läuft am Stengel ein kleiner Kanal bis in den rechtsseitigen Arm der Knolle (IV).

Im Herbst stirbt der Stengel samt den Blättern ab und in der Erde bleiben zwei grosse, knollenförmige Arme übrig. Irmisch führt bloss zwei an, ich habe aber beobachtet, dass sich manchmal auch drei bilden, welcher Fall dadurch erklärt werden kann, dass sich in der Achsel des vierten Blattes noch eine Knospe bildet und noch ein weiteres Stengelglied verlängert. Im Sommer des zweiten Jahres wachsen sodann aus beiden Knospen neue Stengel, welche abermals an der Basis zwei fleischige Arme bilden, so dass wir im Herbste eine solche Gruppe von Knollen erhalten, wie sie in der Fig. V veranschaulicht sind. Manchmal bildet sich schon in diesem Jahre statt der ruhenden Knospe eine kugelige Knolle (V, *k*), welche mit einer Endknospe versehen ist.

Zwischen den beiden fleischigen Armen an der Basis wachsen Adventivwurzeln, welche eine bedeutende Länge erreichen. Die häutigen Hüllen der Knollen sind zart geadert und sterben bald gänzlich ab.

Hier bei *Gloriosa* begegnen wir also einem ganz eigentümlichen Falle, denn es kommt hier nicht bloss eine Verdickung, sondern auch eine ungewöhnliche, seitliche Abweichung von der Hauptachse zustande, was zur Folge hat, dass die Achselknospe bis an das Ende der beiden Achsenarme gerät. Etwas ähnliches haben wir bereits an den Knollen der Gattung *Tulipa* gesehen. Wenn wir eine weitere Umschau in der Pflanzenwelt halten würden, so möchten wir finden, dass diese Achsenarme den Wurzel- und Achsenträgern bei den Gefässkryptogamen (S. 233) gleichkommen.

So, wie Gloriosa verhält sich auch die Art *Merendera sobolifera* C. A. M. (Fig. 415) aus der Verwandtschaft der Gattung *Colchicum*. Aus der Basis der heurigen Pflanze wächst manchmal nur ein einziger starker,

Fig. 416. **Epidendrum ciliare** L. Schwach entwickelte, mehrgliederige Knollen, welchen einzelne, lederartige Blätter aufsitzen. (Original.)

fleischiger Arm, welcher mit einer Knospe endigt und in eine lederartige Schuppe eingehüllt ist. Aus der Knospe wächst im nächsten Jahre eine blütentragende Achse mit einer einzigen Blüte, drei Blättern und einer häutigen Hüllschuppe (m) hervor. Ausser diesem Arm entwickeln sich aber manchmal noch zwei schwächere Arme, die ebenfalls mit einer Knospe endigen, aus welcher jedoch nur eine sterile, die Hüllschuppe und zwei Blätter tragende Pflanze hervorkommt. Der ganze Stock der genannten Merendera besteht also aus einem blühenden Individuum und zwei sterilen Sprossen.

Interessant ist, dass andere Arten der Gattung *Merendera* in demselben floristischen Gebiete, obzwar sie der *M. sobolifera* nahe verwandt sind, so z. B. *M. attica* Boiss., *M. rhodopea* Vel., *M. caucasica* M. B. einfache Knollen, sowie Colchicum autumnale besitzen. Hiedurch wird die Darlegung Irmisch's nur bestätigt, aber wir ersehen gleichzeitig daraus, wie leicht in einem Verwandtschaftskreise neue Organe entstehen können.

Einen besonderen Charakter zeigen die oberirdischen Achselknollen in der Familie der Orchidaceen.*) Es ist bemerkens-

*) Diese Knollen werden in der deutschen Fachliteratur unrichtig Blattknollen genannt.

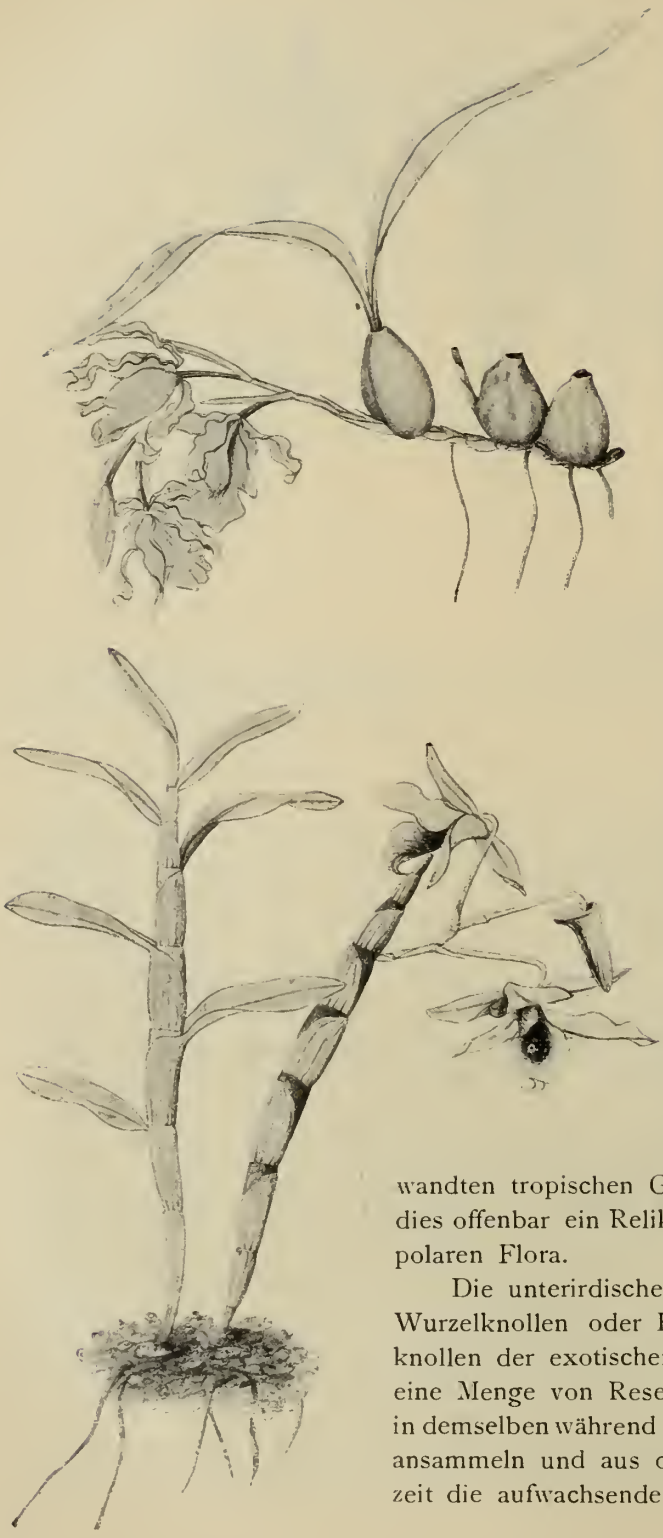


Fig. 417. Knollenbildung der epiphytischen Orchideen. **Coelogyne cristata** Lndl. (oben), **Dendrobium nobile** Lndl. (unten), mit einem beblätterten diesjährigen Sprosse und einem blühenden vom Vorjahr. (Original.)

wert, dass die hier ausgebildeten Knollen grün und deshalb assimilationsfähig und stets an der Luft, also nicht unter der Erde lebend sind, wie wir dies an den Achselknollen anderer Pflanzen meistenteils zu sehen pflegen. Dies lässt sich durch die epiphytische Lebensweise der betreffenden Orchideen erklären, welche in den tropischen Urwäldern an Baumstämmen und Zweigen leben. In dieser Beziehung macht nur *Calypso borealis* Slsb. eine Ausnahme, welche als ganz isolierter Typus in borealen Gegenden im Waldhumus vorkommt, obzwar sie eine oberirdische Knolle wie die verwandten tropischen Gattungen trägt. Es ist dies offenbar ein Relikt der tertiären, circumpolaren Flora.

Die unterirdischen Orchideen erzeugen Wurzelknollen oder Rhizome. Die Achsenknollen der exotischen Orchideen enthalten eine Menge von Reservestoffen, welche sich in demselben während der Vegetationsperiode ansammeln und aus denen nach der Ruhezeit die aufwachsende und blühende Pflanze

Nahrungsstoffe aufnimmt. Wie bekannt, sind alle knollentragenden Orchideen durch ihre periodische Lebensweise charakterisiert. Mit dieser Lebensweise hängt auch das regelmässige Nachwachsen und die Erneuerung der Glieder an der Pflanze, und dies fast durchweg in sympodialer Verkettung zusammen. Unterhalb der alten Knolle zeigt sich in der Achsel der häutigen Schuppe eine Innovationsknospe, aus welcher in der nächsten Vegetationssaison sich ein neues Glied bildet, welches sich an seinem Ende zu einer Knolle verdickt. Die Inflorescenz entwickelt sich in verschiedener Weise; manchmal steht sie an der Knolle terminal (*Epidendron ciliare* L. Fig. 416), ein andermal kommt sie an den Seiten der Knolle, an deren Basis zum Vorschein (*Stanhopea*, *Lycaste*), noch anderwärts an den Gliedern der verlängerten Knolle aus den Achseln der Scheiden (*Dendrobium nobile* Lndl. Fig. 417).

Die Knollen weisen eine ungemein feste Konsistenz auf und sind von verschiedener Gestalt und Grösse. Die kugeligen Knollen von *Peristeria elata* Hook. erreichen manchmal die Grösse eines Kinderkopfs; die zylindrischen, vielgliedrigen Knollen des brasilianischen *Cyrtopodiums* werden bis 1 *m* hoch, wogegen die Knöllchen von *Bulbophyllum minutissimum* wie kleine Erbsen aussehen (Fig. 419). Weil die Innovationsknospe auch aus der Achsel anderer Schuppen an der Basis der Knolle hervorkommen kann, so vermögen sich auch die Stöcke der knolligen Orchideen zu verzweigen (da die alten Knollen einige Jahre lang ausdauern) und so erblicken wir an dem alten Stocke einer epiphytischen Orchidee bis 20 Knollen beisammen, welche durchweg an der Basis vermittels eines beschuppten, dünnen Rhizoms miteinander verbunden sind.

Die Knolle entsteht durch die Verdickung einer verschieden grossen Anzahl von Achsengliedern. In dem allereinfachsten Falle verdickt sich ein einziges Glied (Fig. 417), an welchem 1—2 Blätter sitzen und wo zwischen denselben die verkümmerte Scheitelknospe sich befindet. Bei dem hier abgebildeten *Epidendrum* (Fig. 416) verdicken sich 2—3 Glieder. Bei dem ebenfalls bildlich dargestellten *Dendrobium* verdickt sich eine ganze Reihe von Gliedern, so dass man hier eigentlich eine ganze verlängerte und mit Blättern besetzte Achse vorfindet, welche knollenförmig zur Verdickung gelangt. Einjährige Knollen sind allerdings glatt und kahl, die mehrgliedrigen dagegen entweder an den Gliedern mit häutigen Schuppen oder mit scheidenförmigen Blattbasen bekleidet (Fig. 417). In dem letzteren Falle fallen die grünen Spreiten nach der Vegetations-

Fig. 418. **Oncidium Limminghii** auf einem entrindeten Stammstück, dessen Oberfläche die Blätter und die flachen Knollen angedrückt sind. (M. G.)

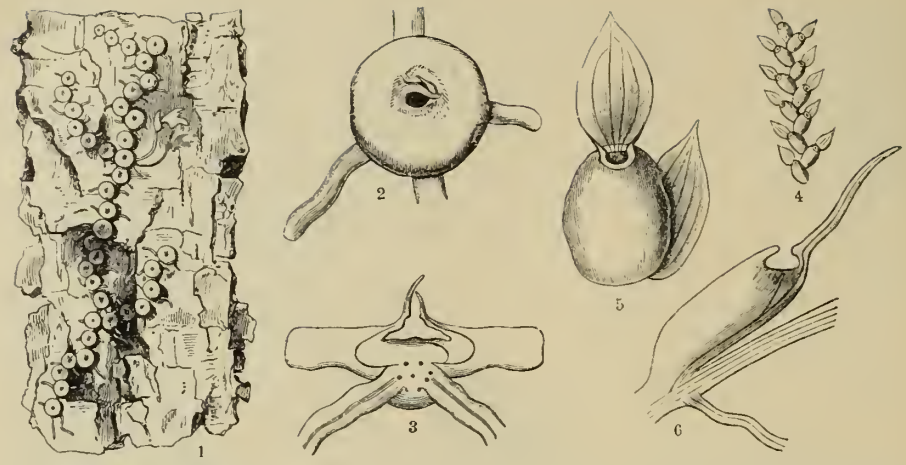


Fig. 419. 1—3) **Bulbophyllum minutissimum**, 1) ganze Pflanze, mit knolligen Gliedern an einer Rinde, natürl. Gr., 2) ein Knöllchen von oben, vergr., 3) Querschnitt durch das Letztere. 4—6) **Bulbophyllum Odoardi**, 4) natürl. Gr., 5) ein Knöllchen vergr., 6) dasselbe im Querschnitt. (Nach Kronfeld.)

periode ab und wird die Knolle in der Ruhezeit nur von den vertrockneten häutigen Blattscheiden eingehüllt.

Die alten Knollen schrumpfen schliesslich ein, vertrocknen und vermorschen. Das Leben derartiger sympodial sich erneuernder, knolliger Orchideen ist eigentlich endlos und da auch die Blütezeit regelmässig eintritt, sowie die Entwicklung der Blüte einen regelmässigen Verlauf hat, so sind diese prachtvollen und in biologischer Beziehung merkwürdigen Pflanzen ein sehr dankbares Objekt der künstlichen Glashauskultur.

Die Knollen der Orchideen müssen nicht immer kugelig oder zylindrisch sein, sondern sind manchmal auch flach gedrückt (Oncidium Papilio, Trichopilia suavis, Odontoglossum Harryanum). In hohem Masse in der Längsrichtung flach zusammengedrückte Knollen besitzt *Oncidium Limminghii* C. Mr. (Fig. 418 — Venezuela). Diese Knollen haben die Form bikonvexer, eng an den Stamm angedrückter Linsen. Sie tragen ein einziges, kleines und bald abfallendes Blatt. Hier versehen also die Knollen die Funktion der Blätter und dadurch, dass sie an den Stamm angedrückt sind, bieten sie den Wurzeln einen Schutz, wo die letzteren Schatten, Humus und Feuchtigkeit finden. Noch mehr, und zwar in senkrechter Richtung zusammengedrückte Knollen zeigen einige indische Arten der Gattung *Eria* (*E. braccata* Lndl,). Hier sind die Knollen in dünne, grüne Laubblättchen von unbestimmtem Umfang umgewandelt und äusserlich in ein, aus zerfransten, häutigen Schuppen entstandenes Netz eingehüllt. Die Blätter selbst sind verkümmert, zart und bald abfallend.

Am interessantesten sind schliesslich die zwergartigen, exotischen Orchideen *Bulbophyllum minutissimum* F. Müll. (Austral.) und *B. Odoardi* Rchb. f. (Borneo — Fig. 419). Es sind dies die kleinsten aller bekannten

Orchideen, denn sie stellen nur unscheinbare, auf Baumrinden hinkriechende Ketten kleiner Knöpfe vor. Die letztgenannte Art zeigt noch oberhalb der Höhlung in der Knolle ein kleines, flaches Blättchen, bei der erstgenannten aber ist an der Knolle bloss eine Höhlung vorhanden, in welcher eine Fläche mit Spaltöffnungen eingeschlossen ist. Auf der letzteren sitzt ein gänzlich verkümmertes Schüppchen als Rudiment des grünen Blatts. Hier hat also die Knolle überhaupt die Funktion der Blätter übernommen und sich — den Lebensbedingungen angemessen — in ein besonderes Organ umgewandelt.

Fig. 420. **Ceropegia Woodii** Schl. mit knollig verdickten Achsenpartien (k), welche dem Sprossteile (a, b) ober und unter dem Blattpaar (c) entsprechen. (Original.)

Eine interessante Knollenform entwickeln einige Arten der Gattung *Ceropegia*, welche überhaupt Neigung zur Succulenz offenbart. Die Art *C. Woodii* Schlecht. (Afr. austr.) besitzt lange, schlingende Stengel, welche von gegenständigen, runden und lederartigen Blättern besetzt sind (Fig. 420). Hie und da sehen wir, dass an der Stelle, wo der Nodus sich befindet, eine kugelige Knolle von Haselnussgrösse (*k*) sitzt, auf welcher die beiden paarigen Blätter stehen und aus der später die endogenen Wurzeln herauswachsen. Ich schliesse daraus, dass hier die Knolle nicht abfällt, sondern entweder auf der Erde oder auf Baumrinden sich festmacht und zuletzt eine neue Pflanze erzeugt. Die Knolle entsteht durch die Verdickung des Gliedes unter dem Blattpaar (*a*) und teilweise durch Verdickung der oberhalb des Blattpaars nachfolgenden Gliedbasis (*b*).

Schliesslich dürfen wir auch die Knollen, welche sich an den windenden Stengeln der Gattung *Dioscorea* bilden, nicht unerwähnt lassen. Manche Arten dieser Gattung (D. bulbifera L., D. japonica Thnb. u. a.) entwickeln an den Stengeln in der Achsel runde, erbsenähnliche Knöllchen, welche leicht abfallen und, wie die Samen, zu neuen Individuen aufkeimen. In unseren Gärten vermehren sich diese Arten nur auf die erwähnte, vegetative Weise. Die Neigung zur Knollenbildung ist bei der Gattung *Dioscorea* und ihren Verwandten allgemein. Schon im Kapitel über die Keimung haben wir bei der Gattung *Tamus* (S. 321) von dieser Sache Erwähnung getan. Die Mehrzahl der Dioscoreen wächst überhaupt aus grossen, unter

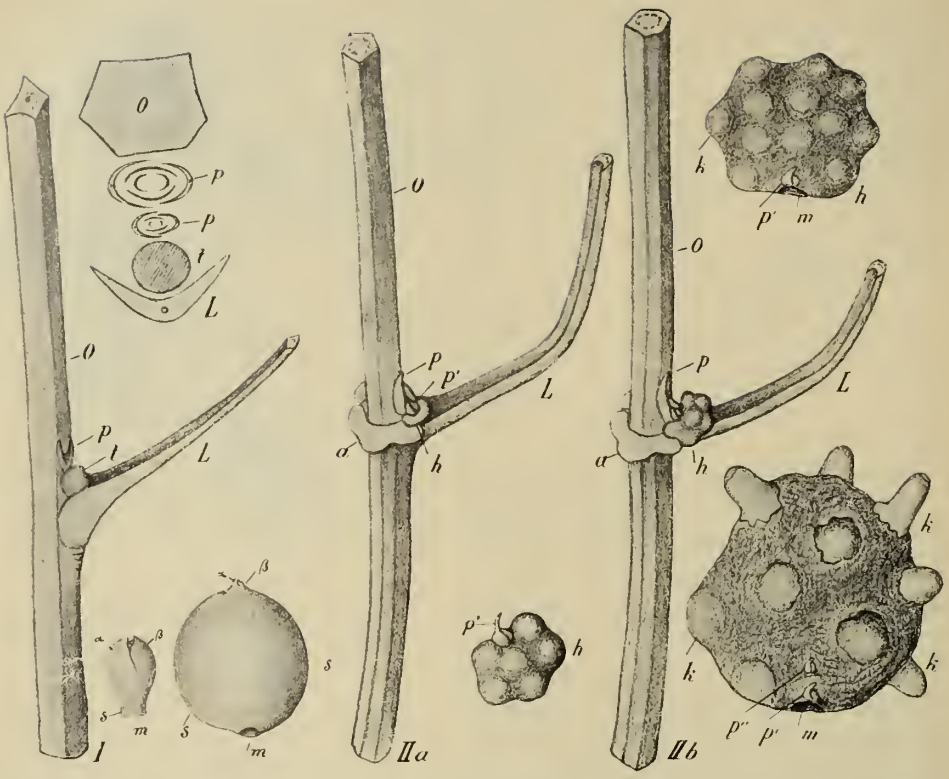


Fig. 421. I. **Dioscorea bulbifera.** In der Blattachsel (L) eine Blattknospe (p), unter welcher sich eine weitere Blattknospe (p') und eine Knollenknospe (t) serial entwickelt, m) die Stelle, wo die Knolle abfällt. II. D. sp. (Brasilia). a) Nebenblätter, p) Blattknospe, p') seriale Knollenknospe, p'') zweite Knollenknospe, k) endogen hervorbrechende Wurzeln. Alles schwach vergr. (Original.)

irdischen Knollen auf. Es hat den Anschein, dass auch die Wurzeln einiger Arten sich zu einer Knolle zu verdicken vermögen, — Goebel wenigstens führt ähnliche Beispiele an. Alle diese unterirdischen Knollen lassen sich leicht auf ihre ursprüngliche Form zurückführen. Allein Goebel schienen diese Gebilde, namentlich aber die axillaren Stengelknollen in so hohem Masse unverständlich zu sein, dass er sie als Organe sui generis erklärt, welche weder als Achsen, noch als Wurzeln angesehen werden können.

Sehen wir uns einmal diese Knollen ein wenig näher an. Bei der Art *D. bulbifera* z. B. (Fig. 421) sitzt in der Achsel eine Blattknospe (p) und unter derselben noch eine zweite, seriale (p'). Beide sind zu der Achse gleich transversal orientiert, was allerdings eine bemerkenswerte Ausnahme bei den Monokotylen ist, auf welchen Umstand ich schon im J. 1884 aufmerksam gemacht habe. Gleichfalls in der serialen Stellung, in der Mediane zeigt sich eine runde Knolle (*t*). Diese zeigt sich uns in der zartesten Jugend als kleine, den beiden oberen ähnliche Knospe; sie hat, sowie diese

zwei querstehende Vorblättchen (α, β) und einen ganz kurzen Stiel (s) Nun beginnt dieses Stielchen dick zu werden, bis es sich in ein kugeliges Gebilde verwandelt, an dessen Ende eine winzige Knospe sitzt, deren Blättchen (α, β) zuletzt vertrocknen und verschwinden.

Hieraus geht mit grösster Klarheit hervor, dass die erwähnte kleine Knolle eine verdickte Achse der Axillarknospe ist, für welche sie auch Queva gehalten hat. Die Knospe fällt schliesslich im Punkte (m) ab. Manchmal bildet sich an der Basis der Knolle eine Knospe, welche so, wie die Terminalknospe orientiert ist und ebenfalls in der Mediane steht. Es ist also eine weitere Serialknospe, deren Stiel mit dem Stiel der ersten zusammengeflossen ist. In dieser Beziehung vermutet Goebel irrigerweise, dass es eigentlich zusammengeflossene Sympodien seien.

Solche Goeblische Sympodien stellen uns auch die grossen, höckerigen, Kartoffeln ähnlichen Knollen vor, welche sich in den Blattachseln einiger tropischer Arten (so zahlreich in Brasilien) bilden. Diese Knollen (von der Grösse einer Walnuss und noch grösser) zeigen eine unbestimmte, häufig zusammengedrückte, an der Oberfläche mit zahlreichen Warzen besetzte Form. Aus diesen Warzen wachsen bei der Keimung endogene Wurzeln (Fig. 421, II). An der Basis, oberhalb der Stelle, wo sie von der Pflanze abgefallen sind, ist eine kleine Knospe zu sehen und manchmal oberhalb derselben noch eine zweite. Wenn wir die Entstehung dieser Knospen in der Blattachsel verfolgen, so finden wir, dass sich die Sache hier ganz ähnlich verhält, wie bei *D. bulbifera*. Unter der normalen Knospe (p) kommt eine Serialknospe (p') zum Vorschein. Rings um die Basis dieser Serialknospe beginnt das Gewebe frühzeitig anzuschwellen bis ein kleines Polster entsteht. Dieses wölbt bald die Wurzelhöcker heraus. Das Polster verwandelt sich schliesslich in eine Knolle, welche an der Basis die fast verdeckte Knospe (p') trägt, aus welcher dann eine neue Pflanze aufkeimt. Manchmal erscheinen statt der einen Serialknospe zwei fast gleiche Serialknospen in der Mediane (p'', p') und unterhalb beider sowie um beide herum bildet sich eine kleine Knolle, welche in diesem Falle gewöhnlich zweilappig zu sein pflegt. Aus dem Ganzen geht also klar hervor, welche Bedeutung diese Knollen haben und es liegt also gar kein Grund vor, in denselben Organe sui generis zu erblicken.

Polygonum viviparum erzeugt ähnliche Knollen wie *Dioscorea* und stellen diese Knollen kugelig verdickte Körperchen (Basalteile der Axillarachse) vor, auf welchen die kleine, in Schuppen eingehüllte Knospe sitzt. Diese Knollen setzen eine lange Ähre zusammen, fallen zuletzt leicht ab und sind der vegetativen Vermehrung dienlich.

7. Die Achsen der Sukkulenten.

Eine der verschiedenartigen Anpassungen an sonniges, trockenes und heisses Klima ist die Sukkulenz der Achsen an der ganzen Pflanze.

Fig. 422. **Kleinia articulata** (Kap), die fleischigen Sprosse fallen gliederartig ab und dienen zur vegetativen Vermehrung.

Oben (S. 510) haben wir schon gesagt, dass zu demselben Zwecke das Fleischigwerden der Blätter dient, wobei die Achse schwach und normal bleibt (Sempervivum, Mesebryanthemum u. a.). Es gibt aber eine grosse Anzahl von Sukkulenten, deren Achse sehr fleischig wird, während die Blätter langsam verkümmern, bis sie schliesslich ganz abortieren. Hier übernimmt also die Achse selbst die Funktion der Blätter, denn sie speichert in sich eine grosse Menge Wasser auf, während sie gleichzeitig an der Oberfläche assimiliert, zu welchem Behufe die Oberfläche der Achse stets grün und nicht selten auch verschiedenartig gerillt, gerippt oder belaubt ist, damit die Assimilierungsfläche möglichst vergrössert werde.

Die Achsensukkulenten kommen in verschiedenen Familien vor, aber nirgends in so hohem Masse, wie in der Familie der *Cactaceen*. Auch die *Euphorbien* haben zahlreiche Arten, welche den Cacteen vollständig ähnlich sind. Ausserdem finden wir kakteenartige Sukkulenten mit verkümmerten Blättern in den Gattungen *Stapelia* und *Ceropegia* (Asclepiadac.), bei einigen Gattungen der Compositen, Vitaceen u. s. w. Unter den Compositen ist *Kleinia articulata* (Fig. 422) aus der Verwandtschaft der Gattung Senecio

bekannt, wo auch andere Arten Sukkulenz an den Tag legen (so z. B. *Senecio Scotti* Balf f., bei welchem die Blätter verkümmern, während die Stengel sich fleischig verdicken). Die Achsen dieser Pflanze sind fleischig verdickt und mit krautigen, gestielten, aber nicht grossen Blättern besetzt. Die verdickten Zweige zerfallen endlich gliederartig, wenn die Blätter verschwunden sind, ruhen sodann einige Zeit aus und bewurzeln sich neuerdings zur Vegetationszeit, worauf sie zu einer neuen Pflanze heranwachsen.

Die kakteenartigen *Euphorbien* sind in der alten Welt verbreitet und die Mehrzahl derselben kommt in den Wüsten von Südafrika vor. Die Verdickung der Achsen erfolgt hier in unterschiedlichem Grade. Manchmal sind noch grüne Blättchen entwickelt, welche an den verdickten Gliedern wie an Phyllokladien sitzen (E. xylophylloides), anderwärts verkümmern die Blätter schon vollkommen oder verwandeln sich dieselben in verschieden gestaltige Stacheln. *E. mammillaris* M. G. und *E. cereiformis* L. (Fig. 423) besitzen fleischige Achsen mit polsterförmigen Höckern, an denen die verkümmerten Blätter sitzen. Zwischen den Polsterchen (in den Blattachseln) kommen verdornte Seitenzweige heraus. Über die Bildung der Dornen bei den kaktusartigen Euphorbien siehe das Kapitel über die Trichome. *E. bupleurifolia* zeigt einen mächtigen, fleischigen Stamm, welcher von einem Schuppenpanzer (verwandelten Blättern) bedeckt ist und nur zur Vegetationszeit am Ende ein Bündel flacher, grüner Blätter treibt, welche assimilieren und offenbar auch den Stamm mit Reservestoffen versehen. Hier ist also der Stamm nicht nur ein wasserlieferndes Speicherorgan, sondern auch zugleich eine Reserveknolle. Die kaktusartigen Euphorbien erreichen manchmal auch grosse Dimensionen, so *E. grandidens*, welche bis 2 *m* hoch wird und unten den Umfang eines erwachsenen Mannes erreicht.

Fig. 423. **Euphorbia cereiformis** L., kaktusartiger Stamm mit Seitendornen. (Nach Pax, Engl. Fam.)

Die Keimung der kakteenartigen Euphorbien ist jener der Keimung von Ceropegia und der Cacteen ähnlich. Es schwillt nämlich das Hypokotyl an, während die Keimblätter noch scharf differenziert sind (Fig. 13, Taf. V).

Die Achsen der Cacteen zeigen eine sehr mannigfaltige Form; sie sind kugelig, zylindrisch, säulenförmig, rund, eckig, schlangenförmig u. s. w. Die sonderbaren, igelförmigen Kugeln der *Echinocacteen* erreichen bis fast doppelte Manneshöhe und ein Gewicht von einigen metrischen

Zentnern. *Pilocereus giganteus* wird bis 3 *m* hoch. Es sind dies überhaupt ungewöhnliche, Bäumen gar nicht ähnliche Erscheinungen, welche häufig einzig und allein ganze, merkwürdige, baum- und strauchlose Formationen zusammensetzen. So im heissen, trockenen Mexiko, wo es manchmal jahrelang keinen Regen gibt. Solche Gegenden machen anfangs einen märchenhaften Eindruck, welcher sich aber bald in das Gegenteil verwandelt, da hier alles wüst, öde und leblos ist (Engelmann). Die Mehrzahl der hieher gehörigen Pflanzen hat die Gestalt von eckigen Säulen oder Kandelabern (»columna« der Mexikaner).

Die Cacteen sind ausschliessliche Bewohner des warmen Amerikas. Nur die epiphytische *Rhipsalis Cassytha* Gärtn. ist nicht nur in den Tropen Amerikas, sondern auch in der alten Welt heimisch.

Der Körper der Cacteen ist zuweilen vielgestaltig gerippt oder höckerig. Dort, wo abortierte Blätter waren, sitzt in der Achsel ein kleines Polster, aus welchem gruppenweise verschiedene Stacheln herauswachsen, welche der ganzen Pflanze eine eigentümliche Dekoration verleihen. Man kann nicht leugnen, dass die Cacteen, obzwar sie blattlos sind, aus anderem morphologischen Material dekorative Formen in ganz anderem Stile, als er bei den übrigen Pflanzen vorkommt, hervorzubringen imstande waren. Und so sehen wir abermals, dass die Gestaltung der Pflanzen nicht nur eine notwendige Resultante der biologischen Bedingungen, sondern auch der, uns bisher unbegreiflichen Tätigkeit des inneren, produzierenden Plasmas ist, welches in die herangewachsenen Organe sowohl das praktische als auch das ästhetische Moment hineinzulegen versteht.

Häufig pflegen einzelne Zweige zu flachen, grünen Gliedern zusammengedrückt zu sein *(Opuntia);* oft verwandeln sich ganze Zweige in flache, zweireihig am Rande gezähnte Bänder *(Phyllocactus, Epiphyllum, Rhipsalis* u. a.). Hier ahmt eigentlich die fleischige, blattlose Achse das Blatt nach und ist dann eine Art fleischigen Phyllokladiums vorhanden. Solche blattähnliche Achsen entstanden aus ursprünglich mehrrippigen und deshalb spiralig beblätterten dadurch, dass sie sich bedeutend verflacht haben und dass die, in die Fläche fallenden Rippen verkümmerten. Einen Beleg dafür haben wir an den Keimpflanzen, an denen nach den zwei Keimblättern bereits die blattlose Achse aufzuwachsen beginnt, aber nicht mit zweizeilig, sondern mit mehrzeilig angeordneten Stacheln (Epiphyllum truncatum). Erst später bleiben die Stacheln in nur zwei Zeilen übrig. Dasselbe habe ich selbst an dem gemeinen *Phyllocactus phyllanthoides* (Fig. 16, Taf. III), der als Fensterpflanze so häufig zu sehen ist, beobachtet. Nach den Keimblättern treibt eine, ringsum gleich dicke und gleichmässig mit stacheligen Höckern besetzte Achse. Im späteren Stadium bleiben bloss drei gezähnte Rippen und zuletzt nur zwei Randrippen, welche in eine Ebene zusammenfliessen, übrig

Interessant ist, dass bei den Cacteen alle Übergänge zwischen dem grünen, flachen Blatt bis zum verkümmerten Höckerchen, an dem von

einem Blatte nicht eine Spur vorhanden ist, vorkommen. Die Gattung *Peireskia* (welche nicht in trockenen Wüsten, sondern an Waldrändern vorkommt) hat grüne Blätter und unverdickte Achsen, weshalb sie einem Cactus gar nicht einmal ähnlich ist. *Opuntia* zeigt in der Jugend zylindrische, unbedeutende Blätter unterhalb einer Gruppe von Stacheln, welche aber später abfallen. Bei der grossen Mehrzahl der Cacteen sind schliesslich an der Stelle, wo die Blätter stehen sollten, blosse Höcker, oberhalb welcher sich eine Warze mit Stacheln befindet (areola). In der Gattung *Ariocarpus* (Anhalonium) endlich verschwinden nicht nur die Blätter, sondern verkümmern auch die stacheligen Areolen und wachsen die Achsenhöcker, denen die Blätter aufsitzen sollten, zu einem flachen Gebilde auf, welches das Laubblatt selbst auf die Art der Succulenten in der Familie der Crassulaceen oder in der Gattung Aloë nachahmt. Bei einigen Arten kann jedoch in der Jugend am Ende dieser unechten Blätter ein filziger, aber stachelloser Höcker bemerkt werden. Bei der Keimung erscheinen dann auf diesem Höcker unbedeutende Stacheln, woraus hervorgeht, dass hier die filzigen Höcker nur die Rudimente der stacheligen Areolen bei anderen Cacteen vorstellen und dass das unechte Blatt nur ein stark entwickeltes Blattpolster ist. Die Ähnlichkeit dieser unechten Blätter mit echten Blättern wird bei einigen Ariocarpus-Arten noch dadurch gesteigert, dass sie vollkommen flach sind, rosettenartig aufgerichtet mit einer differenzierten Ober- und Unterseite und mit einer Mittelrippe auf der Oberseite (so bei Ar. Kotschoubeyanus Lem.).

Unter den Autoren war es streitig, wie man sich das Verschwinden der Blätter an der fleischigen Achse der Kaktuse vorzustellen habe.

Einige haben vermutet, dass hier das Blatt mit der Achse verschmolzen und dass es also in der Achse enthalten sei. Eine Diskussion hierüber ist überflüssig, denn jeder, der zu vergleichen weiss, muss sehen, dass hier die Blattpolster jenen anderer Pflanzen entsprechen (Picea) und dass erst an ihnen das Blatt selbst sitzt, welches allmählich der Abortierung verfiel.

Bei der Keimung sind die Keimblätter einiger Arten noch gut als Phyllome entwickelt (Fig. 16, Taf. III), aber bei anderen sind auch die Keimblätter in Gestalt kleiner Höcker (Mamillaria — Fig. 22, Taf. III) verkümmert. Bei noch anderen Arten schliesslich verschmelzen auch die Keimblätter spurlos zu einem kugeligen Gebilde, auf welchem sich in dem oberen Teile direkt Büschel von Stacheln zu zeigen beginnen.

Die Cacteen sind also ausschliesslich xerophile Pflanzen. Der in Mexiko lebende *Cereus tuberosus* Pf. besitzt sogar auch unterirdische Knollen. Manche, aber nicht zahlreiche Arten leben in Urwäldern als Epiphyten an Baumstämmen und weichen also feuchten Klimaten nicht aus.

Übrigens empfehlen wir jenen, die sich näher über das Leben und die Morphologie der Cacteen informieren wollen, die prachtvollen, illustrierten Werke Engelmanns, Delbroucks, Schumanns und Goebels.

Fig. 424. **Cissus Currori** Hook. f. mit knollig angeschwollenem Stamme (Botan. Magaz.)

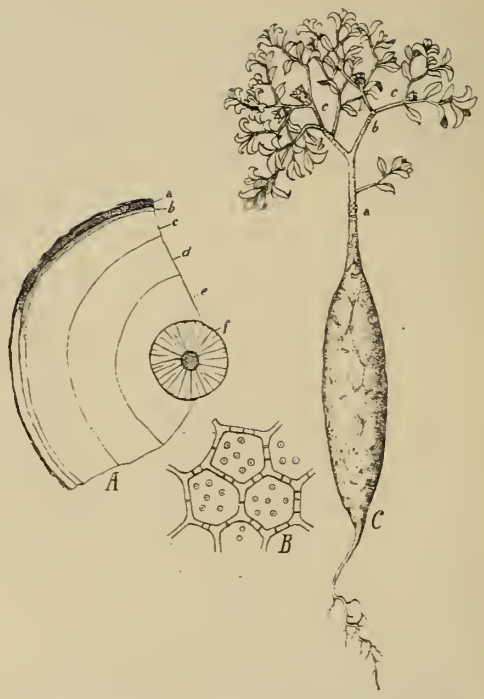


Fig. 425. **Leptospermum crassipes** Lehm., C) ganze Pflanze in nat. Gr., dreijährig a) Blattnarben vom 1. Jahre, b) Blattnarben vom 2. Jahre, c) diesjährige, blühende Sprosse. A) Durchschnitt durch den knolligen Stamm, a) Rinde, b) Bastpartie, c, d, e) Holzparenchym von 3 Jahren, f) Xylempartie ersten Jahres. B) Holzparenchymzellen, vergr. (Original.)

Auch in der Familie der *Vitaceen* begegnen wir succulenten Gebilden, welche als Wasserspeicherorgane dienen. So ist z. B. *Cissus cactiformis* Gilg (Somaliland, Massai) eine mächtige Liane, deren Glieder scharf voneinander abgesondert, breit geflügelt und wie ein Kaktus fleischig sind. Die Glieder sind blattlos, an einer Seite durch einen Blütenstand und an der anderen durch eine Ranke abgeschlossen.*)

Cissus Currori Hook. (Fig. 424, Namaqualand) bildet eine grosse, grundständige, fleischige Knolle, aus welcher aufrechte, beblätterte und blühende Zweige ohne Ranken treiben. Ähnlich *C. macropus* Welw. (Huilla), *C. Cramerianus* Schinz (Dammaraland).

Ungewöhnlich organisiert und in keine der eben genannten Kategorien der verdickten Achsen passend ist die Achse oder der Stamm des australischen *Leptospermum crassipes* Lehm. (Fig. 425), welches in letzterer Zeit in Europa durch zahlreiche Exsiccate verbreitet worden ist. Es ist be-

*) Es wäre wünschenswert, wenn sie noch einer eingehenderen morphologischen Untersuchung unterzogen werden würden.

kannt, dass die Gattung Leptospermum baum- und strauchartige Arten enthält, die obgenannte Art aber erreicht (nach dem Herbarmaterial) eine Höhe von bloss etwa 15 *cm* und verhält sich teilweise wie eine krautartige Pflanze, teilweise wie ein holziges Sträuchlein. Sein Stamm ist stark spindelförmig-verdickt, so dass er einer länglichen, harten Knolle ähnlich ist, welche unten in eine einfache Pfahlwurzel und oben in eine nur wenig verzweigte, beblätterte und blühende Krone übergeht. Am Stamme kann man die Narben nach den abgefallenen Blättern bemerken, so dass die nicht blühende Achse im ersten Jahre etwa bei (*a*) geendigt hat. An den Zweigen sind die alten Teile aus dem Vorjahr zu erblicken (*b*) und die blühenden Zweige stellen demzufolge das dritte Jahr vor. Dem entspricht auch der anatomische Bau des Stamms, denn nach dem radiär zusammengesetzten, primären Holz (*f*) folgen drei starke Schichten von Holzparenchym (*e*, *d*, *c*), welches die Zellen ziemlich verdickt zeigt (mit gehöften Tüpfeln). In den Zellen sind überdies grosse Öffnungen, durch welche alle diese Zellen miteinander kommunizieren. Diese Zellen sind mit Luft oder Wasser angefüllt, wodurch sich die ganze dicke Hülle als Wasserspeicherorgan für die Trockenzeit darstellt – also eine neue Kategorie der Bewässerungsorgane.

Im dritten Jahre trägt das Pflänzchen Blüten und Früchte, aber ich weiss nicht (da das Herbarmaterial darüber keinen Aufschluss gibt), ob sie weiter lebt oder dann abstirbt. In dem getrockneten Material habe ich wenigstens keine Individuen angetroffen, welche Spuren von Früchten aus dem vorangegangenen Jahre tragen würden. Auf jeden Fall aber ist *Leptospermum crassipes* eine sehr interessante Erscheinung, denn wir sehen in dieser Pflanze einen bloss dreijährigen, aber schon holzigen und blühenden Typus – also ein Gewächs, welches sich direkt aus dem einjährigen Typus in einen holzigen verwandelt. Die übrigen Arten dieser Gattung entstanden offenbar auf ähnliche Weise.

e) Die Axillarachsen und Knospen.

Die, in den Blattachseln an jeder beliebigen Achse aufwachsenden Knospen oder Zweige halten eine gesetzmässige Orientierung zur Mediane (d. h. zu der, die Mitte der Achse mit dem Rücken des Stützblatts verbindenden Ebene) ein. Bei den Monokotylen stellt sich das erste Phyllom des Achselzweigs stets in die Mediane und zwar mit dem Rücken zu der Mutterachse (adossierte Stellung). Bei den Dikotylen stellen sich die ersten zwei Phyllome des Achselzweigs transversal zur Mediane (Fig. 426). Alle Achselknospen der Phaneorgamen entwickeln sich genau in der Mediane.

Von dieser Regel gibt es bei den Mono- und Dikotylen zwar einige Abweichungen, welche aber im ganzen sehr selten sind. So sind z. B. alle

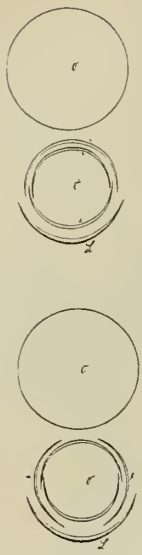


Fig. 426. Orientation der Axillarknospe bei den Monokotylen (oben) und Dikotylen (unten). (Original.)

Axillarachsen in der Familie der *Dioscoreaceen* mit ihren ersten Phyllomen transversal orientiert. Die Seitenzweige der Gattungen Ruscus, Asparagus, Myrsiphyllum (S. 637) sind gleichfalls transversal orientiert. Dasselbe habe ich an den Knospen der Gattungen *Dracaena*, *Cordyline* und ihrer Verwandten bemerkt. Interessante Verhältnisse zeigt an ihren Achselknospen *Elodea canadensis*. An dem Hauptstengel bildet sich immer in der Achsel eines Blatts des je siebenten Quirls eine Knospe, welche mit zwei Transversalschuppen beginnt, worauf 3 Paare dekussierter Blätter und dann erst die dreizähligen Quirle folgen. Auch *Vallisneria* hat transversal orientierte Seitenzweige. Ebenso *Geitonoplesium* (Liliac.). Die Blüten in der Traube von *Bravoa geminiflora* haben auch transversale Vorblätter.

Das erste adossierte Phyllom bei den Monokotylen pflegt fast durchweg in der Gestalt einer häutigen und infolge des Drucks an die Mutterachse zweikieligen Schuppe entwickelt zu sein. Das nachfolgende Phyllom (zuweilen schon ein Blatt) stellt sich fast stets dem ersten gegenüber in die Mediane und nicht selten auch die weiteren in abwechselnder Anordnung. Ein andermal freilich orientieren sich die weiteren Blätter frühzeitig in eine definitive Stellung, wie es für die betreffende Art und das betreffende Organ Regel ist.

Bei den Dikotylen haben die Achselknospen durchweg zwei genäherte und daher mehr oder weniger vollkommen gegenständige Phyllome in Gestalt verschieden entwickelter Schuppen. Ihnen folgen in den Knospen zumeist weitere Hüllschuppen und erst nach denselben Blätter. Wenn aus der Achsel statt der Knospe ein Zweig hervorwächst (bei krautartigen Pflanzen, bei den heurigen Zweigen der Bäume), so sind allerdings die ersten zwei Blätter nicht immer gegenständig, aber nichtsdestoweniger steht doch das erste Blatt wieder transversal zur Mediane und das zweite meistenteils ebenfalls. Von dieser Stellung weicht die besondere Knospenstellung der Gattung *Vitis*, dann der Gattung *Epimedium* und der *Rosa pimpinellifolia* u. a. ab (obzwar dergleichen Abweichungen von der Regel selten sind). Hier ist nämlich die erste Schuppe nicht adossiert (Fig. 391), sondern reicht dieselbe mit ihrem hinteren Rande weiter als mit ihrem vorderen, so dass die Schuppe vorn mehr geöffnet ist, keineswegs aber an der anderen Seite der Mediane. Eine andere Abweichung beruht darauf, dass wir bei einigen Dikotylen faktisch das erste Phyllom in adossierter Stellung finden. So etwas kommt allgemein bei den Gattungen *Aristolochia* und *Asarum*, dann bei *Polysperma axillaris* (Plantag.) u. a. vor. Tatsächlich adossierte Achselknospen treten allgemein in der Familie der *Cupuliferen*,

Carpinaceen und *Betulaceen* auf, wo sie in zahlreiche Schuppen eingehüllt sind, welche aber Nebenblätterpaare darstellen, an denen die Spreite zur Abortierung gelangte. Auch die zwei ersten transversalen und ganz freien Schuppen sind keine ganzen, selbständigen Blätter, wie Goebel (Organogr. S. 575) und Eichler irrigerweise anführen, sondern ebenfalls Nebenblätter, deren adossierte Spreite gänzlich verkümmerte. Dies habe ich schon im J. 1900 an der Gattung *Carpinus* bewiesen, wo an den Sommerschösslingen, welche sich verzweigen, gut zu sehen ist, wie an dem Achselzweige das erste Blatt mit entwickelter Spreite in adossierter Stellung sich befindet. Dasselbe habe ich an den Gattungen *Betula* und *Alnus* beobachtet.

Der Grund, warum sich die ersten Schuppen der Achselknospen transversal stellen, ist klar: in dieser Stellung finden sie den vorteilhaftesten Platz zu ihrer Entwicklung. Und weil die zwei ersten Achselschuppen uns zwei Keimblätter am ersten Anaphyt (der Keimpflanze) vorstellen, so begreifen wir, dass sie als solche am häufigsten gleich und in gegenständiger Position an der Knospe ausgebildet zu sein pflegen. Dass bei den Monokotylen die erste Schuppe eine adossierte Lage annimmt, kann auch durch die Analogie an der Keimpflanze erklärt werden, denn auch hier stellt sich das erste Blatt fast durchweg gegen das Keimblatt in eine gegenständige Lage.

Auch alle *Koniferen* und *Gnetaceen* zeigen eine gleiche Orientierung der Achselknospen, wie die dikotylen Angiospermen. Bezüglich der *Cycadeen* waren die Ansichten der Autoren verschieden. Eichler (in Englers Pflanzenfamil.) bemerkt zwar, dass die Seitenknospen an den Stämmen der Gattung Cycas sich in den Achseln der vertrockneten Blätter befinden und Mettenius, sowie Braun verlegen sie ebenfalls in die Achseln der Schuppen, sie sagen aber, dass sie seitwärts der Mediane fallen. Aus eigenen Erfahrungen kann ich bestätigen, dass die Achselknospen der Gattung *Cycas* genau in der Mediane in der Schuppenachsel am Hauptstamme sitzen und dass ihre ersten Schuppen (α, β) transversal zur Mediane orientiert sind — also ganz ähnlich, wie bei den Koniferen. Dieses Faktum ist wichtig, denn die Cycadeen zeigen viele Beziehungen zu den Gefässkryptogamen und könnte man auch erwarten, dass sie sich dichotomisch verzweigen, wofür die Fälle sprechen würden, wo der Stamm der Gattung *Cycas* tatsächlich gabelig geteilt zu sein pflegt.*) Diese Verzweigung erfolgt aber, wie wir jetzt wissen, aus einer Achselknospe. Es reihen sich also die Cycadeen in dieser Beziehung dem Typus der Phanerogamen und keineswegs jenem der Kryptogamen an.

Wir haben schon oben gesagt, dass alle Phyllome an der Achse der Phanerorgamen die Fähigkeit besitzen, Achselknospen zu bilden. Es ge-

*) Soweit es mir möglich war, es an unserem Gartenmaterial zu beobachten, so entwickeln sich die Blütenzapfen der Gattung *Zamia* und *Encephalartos* am Stamme terminal. Nach ihrem Absterben bildet sich an deren Basis in der Schuppenachsel eine Innovationsknospe, aus welcher der Stamm weiterwächst.

schieht nur dann und wann, dass die Achselknospe nicht zur Entwicklung gelangt. Zur Regel wird dies in der Achsel der Blütenteile, was allerdings dadurch entstand, dass es in der Blüte keiner Knospen bedarf, ja dass sie dort im Wege stehen würden, denn die ganze Blüte ist der Durchführung der Kopulation und der Samenerzeugung gewidmet. Auch an den vegetativen Teilen abortieren manchmal die Achselknospen gänzlich; es geschieht dies aber wieder nur dann, wenn sie überflüssig wären. So gelangen sie an den abfallenden, zweizeilig beblätterten Seitenzweigen der Gattung *Taxodium* nicht zur Entwicklung, denn hier hätten sie keinen Zweck, da der ganze Zweig im Herbste abfällt. Keine Knospenbildung gibt es auch am Stengel der Gattung *Monesis*, weil die vegetative Vermehrung durch unterirdische Prokaulome erfolgt und der oberirdische Stengel sich weder verzweigt noch auch Rhizome bildet. Manchmal hat es freilich den Anschein, dass in der Blattachsel keine Knospe vorhanden ist, aber bei näherer Untersuchung finden wir dieselbe dennoch, allerdings nur eine unbedeutende, in der ersten Entwicklung begriffene. In einem solchen Stadium kann auch die Knospe längere Zeit ausdauern (schlafende Knospen), ja an Baumstämmen sogar mehrere Jahre, in deren Verlauf sie selbst von der Rinde verwachsen werden kann. Unter verschiedenartigen Verhältnissen aber erwachen solche Knospen zum Leben und wachsen dieselben dann zu einem neuen Seitenzweige auf. Aus solchen Knospen kommen regelmässig Blüten und Inflorescenzen an den Stämmen einiger exotischer Bäume hervor (Theobroma Cacao, Parmentiera cereifera, Crescentia Cujete, Artocarpus integrifolia u. a.). Diese Cauliflorie geht manchmal so weit, dass regelmässig nur der Stamm und dessen stärkste Zweige blühen und Früchte tragen, während die beblätterte Krone immer steril bleibt. *Ficus rhizocarpa* treibt ihre Blütenzweige bis an der Stammbasis und *Anona rhizantha* bildet die Blütenzweige an der unterirdischen Stammpartie, so dass diese aus der Erde in der Nähe des Baums herausspriessen und sich zur Blüte entfalten. Eigentümlich ist hiebei, dass die Cauliflorie bisher an Bäumen des gemässigten Klimas nicht beobachtet worden ist.

Die in der Achsel angelegten Knospen sind von mannigfaltiger Grösse und Zusammensetzung. Manchmal sind sie ungewöhnlich klein; so sind, nach Schumann die Knospen am Stamme der Gattung *Pandanus* überaus winzig (etwa 1 *mm*), obzwar der Stamm selbst und auch die Blätter gross sind. Etwas ähnliches habe ich an den Stengeln der Wasserpflanze *Myriophyllum spicatum* (Fig. 427) beobachtet. Hier sind die Achselknospen so klein, dass man sie mit dem blossen Auge fast kaum sehen kann. Sie sind in der Achsel in besondere Grübchen eingesenkt. Wenn sie zu einem Seitenzweige aufwachsen, so bildet der Rand des Grübchens einen Saum an der Zweigbasis, so dass es den Anschein hat, als ob der Zweig endogen hervortreten würde.

Die Knospen an den grundständigen Sprossen und Rhizomen der perennierenden Pflanzen weisen nichts besonderes auf, denn sie finden

samt der lebenden Partie der Pflanze, auf welcher sie sitzen, einen hinreichenden Schutz, teilweise unter der Erde, teilweise durch verschiedenartige Decken (Humus, Blätter, Moos u. s. w.) und zwar zur Ruhezeit, namentlich im Winter. Die Sträucher und Bäume richten sich in den gemässigten Zonen, wo einige Monate hindurch die Winterperiode anhält, während welcher alle Vegetationstätigkeit der Pflanzenwelt aufhört, ihre, für den nächsten Frühling und Sommer bestimmten Knospen mittelst verschiedener, häufig sehr sinnreicher Vorkehrungen so ein, damit sie dem unwirtlichen Winter und namentlich dem Froste widerstehen können. Es sind dies die bekannten Winterknospen unserer Holzarten. In den Tropen, wo der Winter die dauernde Entwicklung der Bäume nicht hindert, besitzen dieselben keine besonders eingerichteten, ruhenden Knospen. Dennoch aber kann man, wie Treub anführt, auch hier nicht selten in der Entwicklung der Bäume bestimmte Perioden und die damit zusammenhängende Bildung ruhender, wenn auch ungeschützter Knospen beobachten. Der Schutz erfolgt hier mit Hilfe von Nebenblättern, oder durch die Blattstielbasen oder durch deren leistenförmige Ränder (Tabernaemontana, Garcinia, Wormia Burbidgei u. a.). Aber auch in den tropischen und subtropischen Gegenden und insbesondere in den trockenen Wüsten und Steppen, wo die Trocken- mit der Regenzeit in bestimmter Regelmässigkeit abwechselt, kann man an den Bäumen und Sträuchern eine periodische Entwicklung von vegetativen und Blütenorganen und ebenso eine besondere Einrichtung in den Ruheknospen wahrnehmen (Warming, Schimper).

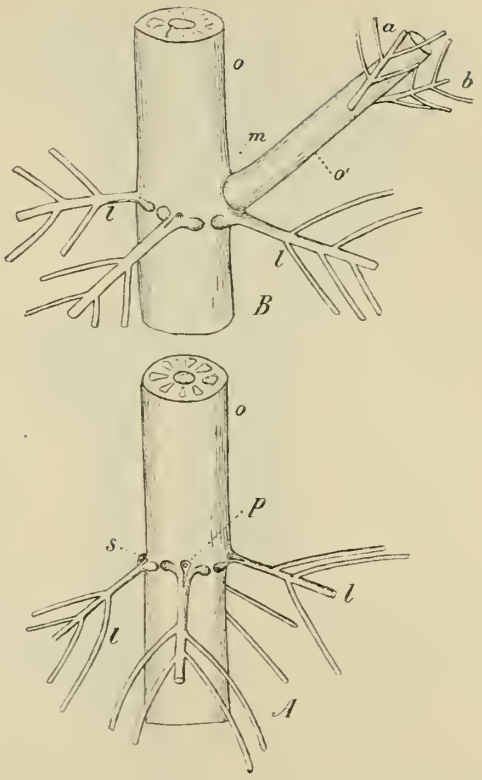


Fig. 427. **Myriophyllum spicatum** L.; p) die winzige Achselknospe in einem Grübchen versenkt, s) drüsige Stipulae, l) Blätter, o) Stengel, o') Seitenzweig am Grunde von einem Walle (m) umgeben, a, b) erste Blätter am Zweige. (Original.)

Statt der Schuppen pflegen die jungen Blütenteile und Knospen in den warmen Ländern häufig durch ungemein reichliches Harz geschützt zu sein, welches nicht selten die Knospen fast ganz einhüllt (*Genipa Rutenbergiana* Baill. Rubiac. Madagaskar, *Azaridachta indica* Juss. Meliac. Persien).

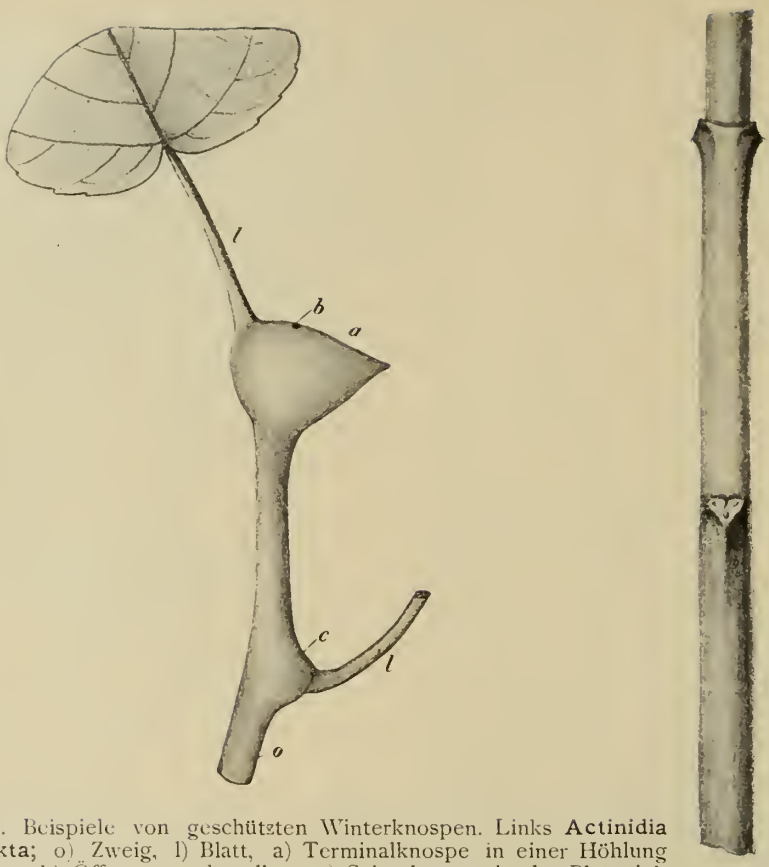


Fig. 428. Beispiele von geschützten Winterknospen. Links **Actinidia Kolomikta**; o) Zweig, l) Blatt, a) Terminalknospe in einer Höhlung verborgen, b) Öffnung zu derselben, c) Seitenknospe in der Blattstielbasis verborgen. Rechts **Philadelphus coronarius** mit den in der Blattstielbasis versteckten Winterknospen. (Original.)

Die Winterknospen der Bäume und Sträucher des gemässigten Klimas pflegen am häufigsten von einer verschiedenen Anzahl von festen Schuppen eingehüllt zu sein. Die inwendig angelegte Knospe enthält entweder einen vegetativen, aus verkürzten Gliedern und jungen, verschiedenartig gefalteten Blättern zusammengesetzten Zweig oder eine Blüte oder eine Inflorescenz, deren Bestandteile auch schon mehr oder weniger ausgebildet sind, welche aber erst mit dem Beginne des Frühjahrs oder Sommers zum Leben erwachen und ihre Entwicklung beenden. Die Anlegung der Blütenteile erfolgt also in der heurigen Sommerperiode. Deshalb blüht auch die Mehrzahl unserer Bäume im Frühling.

Die Hüllschuppen der Knospen enthalten zumeist besonders ausgebildete Gewebe, damit sie teils dem Wasser und teils dem Winter Widerstand zu leisten imstande seien. Sie waren auch schon ein Gegenstand der Forschung für einige Anatomen und Physiologen. Nicht selten sind sie im Innern von Haaren bewachsen oder mit Harz verklebt (Aesculus

Populus, Abies). Ihre morphologische Bedeutung haben wir schon oben auf S. 512 dargelegt. Demzufolge wissen wir also, dass sie in der Mehrzahl der Fälle den Nebenblättern oder wenigstens den scheidenartig erweiterten Blattstielen entsprechen. Zumeist pflegt eine grosse Anzahl von Schuppen an der Knospe vorhanden zu sein (Fagus, Carpinus, Prunus, Ulmus, Acer), nur bei *Salix* ist die Knospe in eine einzige, lederartige Schuppe von dunkler Farbe eingehüllt, welche durch Zusammenwachsung zweier seitlicher Schuppen (α, β) und zwar derart entstanden ist, dass sie an der, der Mutterachse zugekehrten Seite offen bleibt. Die Knospen sitzen entweder vereinzelt in den Blattachseln oder zu zweien an der Basis des heurigen Zweiges beiderseits.

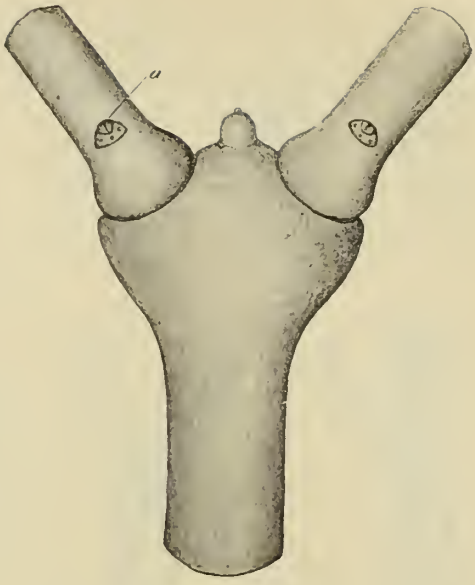


Fig. 428a. **Loranthus europaeus** Jcq. Die Winterknospen (a) sind von der Rinde so umgewachsen, dass sie nur mit der Spitze hervorragen. Nat. Gr. (Original.)

Es gibt aber noch andere Arten, auf welche die Winterknospen sich vor den Unbilden des Winters zu schützen wissen. Zu diesem Zwecke dient bisweilen der Blattstiel selbst. So fällt der Blattstiel bei *Philadelphus coronarius* in der Weise ab, dass der vom Blattstiele erübrigende Teil die Achselknospe vollständig einhüllt, welch' letztere schon im Sommer die Blattstielbasis umgewachsen hat. Beim Ausschlagen der Knospen im Frühjahre springt die feste Hülle auf und die Knospe tritt hervor (Fig. 428). Ähnlich sind auch die Verhältnisse bei *Viburnum Opulus*. Einen noch eigentümlicheren Schutz der Winterknospe finden wir an dem japanischen Strauch *Actinidia Kolomikta* Maxm. (Dilleniac.). Hier entsteht zwar in der ersten Jugend die Knospe ebenfalls in der Blattachsel, aber frühzeitig erhebt sich rings um dieselbe ein Rindengewebe, so dass die Knospe bald in eine ringsherum geschlossene, nur mit einer kleinen Öffnung oben versehenen Höhlung gerät. An diesem aufgedunsenen Kämmerchen sitzt der Blattstiel, welcher sich zum Schlusse abteilt, so dass die Knospe im Winter in dem Kämmerchen eingeschlossen bleibt. Den Luftzutritt vermittelt die kleine Öffnung an der oberen Partie (Fig. 428). Eine sehr ähnliche Umwachsung und Verdeckung der Knospe kommt auch bei *Cephalanthus occidentalis* und in gewissem Grade auch bei *Gymnocladus canadensis* vor. Auch die Knospen des Strauchs *Kalmia latifolia* werden schon frühzeitig teils von der Rinde, teils von der Blattbasis umgewachsen,

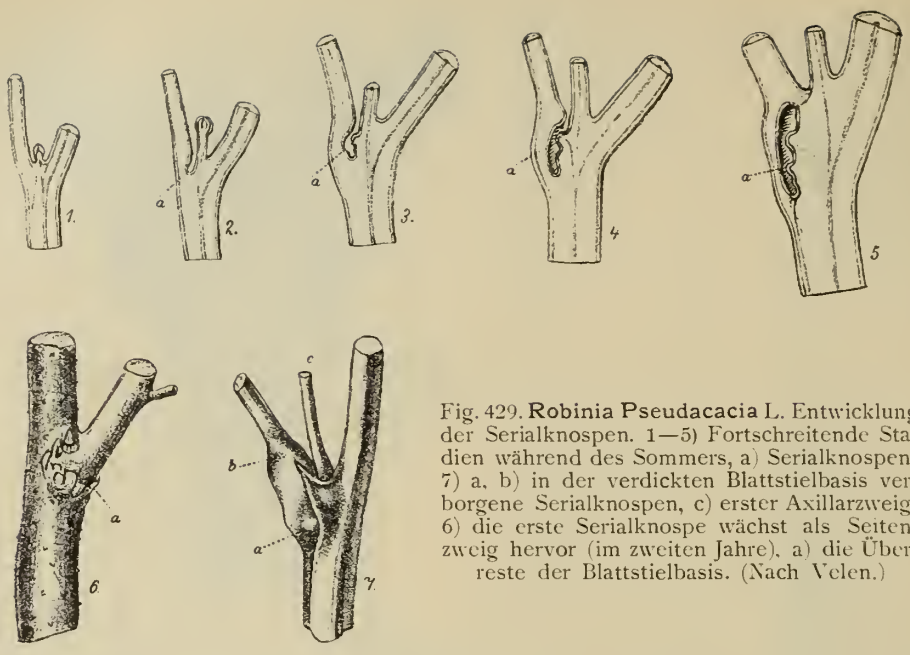


Fig. 429. **Robinia Pseudacacia** L. Entwicklung der Serialknospen. 1—5) Fortschreitende Stadien während des Sommers, a) Serialknospen; 7) a, b) in der verdickten Blattstielbasis verborgene Serialknospen, c) erster Axillarzweig; 6) die erste Serialknospe wächst als Seitenzweig hervor (im zweiten Jahre), a) die Überreste der Blattstielbasis. (Nach Velen.)

so dass sie sich schliesslich in der hohlen Basis des Stengels befinden, wo sie auch den Winter über verharren.

Von der Rinde eingeschlossene und auf diese Weise mehr oder weniger geschützte Winterknospen besitzen auch verschiedene Arten der Familie der *Lorauthaceen*. Schon unser einheimischer *Lorauthus europaeus* (Fig. 428 a) hat seine kleinen, in der Achsel der abgefallenen Blätter sitzenden Knospen in die Rinde eingesenkt, so dass sie nur mit der Spitze in einer Vertiefung sichtbar sind. Diese Spitze ist durch zwei transversale Schuppen (α, β) verschlossen, wenn aber im Frühlinge die Knospen auszuschlagen anfangen, kommen hinter diesen Schuppen noch 2—3 Paar anderer zum Vorschein, welche im Winter vollständig in der Rinde verborgen waren. Ein sonderbares Extrem kann man in dieser Beziehung an den Knospen der verwandten Gattung *Myzodendron* beobachten. Hier wächst die Knospe überhaupt zur Gänze in die Rinde ein und verschwindet so vollständig. Ausserdem gerät sie durch die Verlängerung des Stengels bis unter die Blattinsertion, so dass sie schliesslich scheinbar endogen unter der Blattnarbe aus der Achse treibt (Hieronymus — Englers Pflanzenfam. III, 1, 199).

Die Knospen der Gattung *Platanus* waren ihrer Wesenheit nach schon Henry (1836) und Benjamin bekannt. Die Blätter dieses Baums tragen ein intrapetiolares, kragenförmiges Nebenblatt, an dessen Basis sich eine kleine Achselknospe anlegt. Wenn das Nebenblatt abfällt, hat der Blattstiel die Knospe bereits so vollkommen umgewachsen, dass diese ganz in das Innere der kegelförmigen Blattstielbasis gerät. Der Blattstiel

bildet jedoch nicht ein Ganzes, denn an der zur Achse gerichteten Seite ist er an der Basis noch frei. Wenn im Herbste das Blatt abfällt, gelangt die Knospe wieder in die Luft und ist dieselbe in drei lederartige Schuppen eingehüllt, welche wiederum den Nebenblättern entsprechen, deren zugehörige Blätter abortiert sind. Die Oberfläche der Schuppen ist von verzweigten Haaren dicht bewachsen, welche Harz ausscheiden, womit zum Schlusse alle 3 Schuppen luftdicht zusammengeklebt sind. Hier hat also der hohle Blattstiel nur zur Zeit der Knospenentwicklung in der Sommerperiode als schützende Hülle gedient.

Einen ähnlichen Blattstielschutz bieten der Knospe zur Sommerzeit auch *Virgilia lutea*, *Rhus glabra*, *Robinia Pseudacacia*, *Gleditschia*, *Menispermum canadense*, *Aristolochia Sipho* u. a. Sehen wir uns die Sache ein wenig näher bei der gemeinen Robinie (Akazie) an, wie ich sie zuerst im J. 1884 eingehend beschrieben habe (Fig. 429). Die junge Achselknospe legt sich genau in der Blattachsel an (1, 2). Im Verlaufe des Wachstums verlängert sich die Achse oberhalb der Achsel, wodurch auch die Knospe aus der Achsel höher hinauf gelangt (3, 4). Gleichzeitig erscheint unterhalb dieser Knospe in der Mediane die zweite und dritte Serialknospe, welche aber durch die umwachsende Basis des Blattstiels schliesslich von der Blattstielhöhlung eingeschlossen wird (4), während die erste Knospe zu einem Zweig oberhalb der Blattstielbasis aufwächst. Dieser Zweig stirbt aber regelmässig noch in demselben Jahre ab. Im Herbste fällt der Blattstiel ab und die in dichten, in der Höhlung aufgewachsenen Haaren verborgenen Serialknospen gelangen an die Luft. Im Frühjahre wächst dann aus der ersten Serialknospe (6) ein Seitenzweig auf.

Manchmal bilden sich an den Knospen keine besonderen, schuppenförmigen Hüllen, sondern ist die Knospe selbst aus jungen Blättern zusammengesetzt, welche dann aber mit einer dichten Hülle von Haaren bewachsen ist, wodurch die Knospe vor Kälte bewahrt wird. Beispiele haben wir an *Pterocarya caucasica*, *Juglans nigra*, *Viburnum Lantana*, *Virgilia lutea*, *Sophora japonica*, *Ptelea* u. a. Übrigens siehe die Details und weitere Beispiele in betreff der Winterknospen in der Arbeit Feists, wo auch die ältere Literatur angeführt wird.

Einen besonderen Schutz bietet den jungen Blütenknospen oder auch ganzen jungen Blütenständen die Ansammlung von Wasser im Innern der Blütenhüllen (Bracteen, Kelche, Hochblätter) — die Hydathoden. Dieses Wasser wird aus den Blütenteilen ausgeschieden und ist manchmal auch mit Schleim vermischt. Die Mehrzahl der hieher gehörigen Fälle stammt abermals aus der tropischen Flora und zwar aus der Zone der feuchten Wälder. Schon an den, in unseren Glashäusern kultivierten Arten der Gattung *Nidularium* (Bromeliac.) sehen wir in dem, aus rotgefärbten Bracteen gebildeten Becher angesammeltes Wasser, aus welchem einzelne, bläuliche Blüten hervorragen. Die sackförmig zusammengefalteten und die Blätter umfassenden Hochblätter an der verlängerten Ähre der *Heliconia*

Bihai sind ebenfalls mit Wasser angefüllt. Auch die Bracteen einiger Acanthaceen (*Mendozia Vellosiana*) sind mit Wasser gefüllt, welches, wenn man diese Organe ansticht, heftig herausspritzt. *Spathodea campanulata* besitzt mit Wasser angefüllte Kelche, wie dies von Treub zuerst beschrieben worden ist. Übrigens siehe die näheren Nachrichten über diesen Gegenstand bei Koorders und Raciborski.

Die Achselknospen entstehen nur in der Blattachsel und niemals in der Achsel eines ihrer Bestandteile. So bildet sich keine Knospe in der Achsel der Nebenblätter, selbst dann nicht, wenn dieselben etwa mehr entwickelt wären, als das Blatt selbst. Von dieser Regel gibt es gewiss nur sehr seltene Ausnahmen. Wydler führt an, dass in der Achsel der Nebenblätter (welche die Gestalt von Blättern haben) der Art *Galium Cruciata* manchmal auch Achselknospen zum Vorschein kommen. Ich habe diese Knospen häufig gesucht, jedoch stets vergeblich. Dagegen habe ich gut entwickelte und regelmässig in den Achseln der Nebenblätter gestellte Knospen bei *Carpinus Betulus* gefunden (im J. 1900). Sie kommen in der Regel an den sich verzweigenden Sommertrieben vor, wo, wie schon früher gesagt worden ist, an den Seitenzweigen ein Laubblatt mit Nebenblättern aufwächst (Fig. 432). In einem solchen Falle pflegen die Nebenblätter des Stützblatts (*d*) sehr stark entwickelt zu sein und in ihrer Achsel sitzt dann tatsächlich je eine zum Axillarzweig orientierte Knospe, also so, als ob sie in der Blattachsel sitzen würde. Ausserdem befinden sich unterhalb des Axillarzweigs noch zwei Serialknospen, welche geradeso orientiert sind, wie der erste Zweig (Fig. 432).

Später habe ich ähnliche nebenblattbürtige Knospen an üppig aufgewachsenen zweijährigen Birken (Betula alba) gefunden. Hier sass nicht bloss eine Knospe in der Achsel des Nebenblatts, sondern es waren ihrer sogar zwei an beiden Seiten — also zwei kollaterale Knospen. Vielleicht wird diese Erscheinung durch weitere Funde an anderen Pflanzen noch näher aufgeklärt und ergänzt werden. Jedenfalls aber ist diese Erscheinung ungewöhnlich und ich glaube, dass sie wohl in die Kategorie der accessorischen Knospen gehören dürfte, durch welche die Pflanze sich auf jede mögliche Weise zu erhalten trachtet. In beiden beschriebenen Fällen waren die Sprosse, an denen sich Nebenblattknospen zeigten, ausserordentlich üppig aufgewachsen. Dadurch geschah es wohl auch, dass die Meristemtätigkeit der Achsel sich auch auf beide Seiten der Mediane ausdehnte, insbesondere aber auf die Achsel der Nebenblätter. Diese verhielten sich so, wie die Blätter selbst.

Eine sehr wichtige Rolle im Leben der Pflanze spielen auch die sogenannten accessorischen Knospen oder Sprosse. In der Blattachsel an der Achse entwickeln sich nämlich ausser der normalen Knospe noch andere Knospen, welche sich aber vermöge ihrer Orientierung zur Achse und zu dem Stützblatt in gleicher Weise verhalten, wie die Hauptknospe — sie sind gewissermassen eine Wiederholung

der Hauptknospe. Wenn z. B. die Hauptknospe an die Achse adossiert ist, so sind auch die anderen adossiert, wenn sie transversal orientiert ist, so sind auch die anderen zu derselben Mutterachse transversal orientiert. Dies muss man sich gut vor Augen halten, weil häufig in der Achsel in verschiedener Stellung auch mehrere Knospen vorhanden zu sein pflegen, von welchen jedoch die einen den anderen untergeordnet und auch die einen zu den anderen orientiert sind. Gewöhnlich kommt es freilich vor, dass sie aus den Achseln der Knospenschuppen, zu denen sie gehören, hervorkommen, aber es geschieht auch manchmal, dass auch diese Stützschuppen abortieren und dann erübrigt zu ihrer Beurteilung nur die gegenseitige Orientierung. Manchmal sind die accessorischen und untergeordneten Knospen in der Achsel gleichzeitig entwickelt, wie dies bei der Gattung *Forsythia* der Fall ist.

Die accessorischen Knospen stehen entweder in einer Reihe u. zw. in der Mediane hintereinander oder in transversaler Stellung in einer Reihe (senkrecht zur Mediane). Im ersteren Falle heissen sie s e r i a l e, im zweiten k o l l a t e r a l e Knospen. Beachtenswert ist der Umstand, d a s s d i e s e r i a l e n K n o s p e n e i n z i g u n d a l l e i n n u r b e i d e n D i k o t y l e n u n d d i e k o l l a t e r a l e n n u r b e i d e n M o n o k o t y l e n v o r k o m m e n, s o d a s s d i e s e s M e r k m a l e i n e s d e r w i c h t i g s t e n f ü r b e i d e g e n a n n t e n P f a n z e n g r u p p e n i s t.

Es lässt sich dies dadurch erklären, dass bei den Dikotylen die Blätter zumeist nur mit schmaler Insertion aufsitzen, während bei den Monokotylen die Insertionen den ganzen Umfang der Achse umfassen, was zur Folge hat, dass das Meristemgewebe der Achsel sich in der ganzen Achsel entwickelt hat. Ausnahmen von dieser Regel sind selten und häufig nur zufällig. So werden Kollateralknospen bei der Gattung *Acer* angeführt, welche ich jedoch hier noch niemals zu finden imstande war. B r i q u e t führt Kollateralknospen im Blütenstande der Familie der *Verbenaceen* an. Alle diese und andere Angaben bezweifle ich ernstlich, weil häufig zweireihige Serialknospen mit kollateralen verwechselt werden. So z. B. heisst es in der Literatur, dass *Cicer arietinum* und *Medicago sativa* kollaterale Knospen haben, obzwar es zweireihige Serialknospen sind, welche in der ersten Jugend noch eine einreihige Serialstellung einnehmen. Ebenso unrichtig ist die Angabe W y d l e r s, dass sich die Serialblüten von *Teucrium Botrys* in kollaterale verwandeln, denn es handelt sich da vom Anfang bis zum Ende der Entwicklung nur um einreihig-seriale Blüten. Auch *Begonia* soll Kollateralknospen besitzen, allein ich habe immer nur subordinierte Seitenknospen an der Basis der Zweige gefunden. Deshalb glaube ich, dass wir getrost annehmen können, dass die Serialknospen ein ausschliessliches Merkmal der Dikotylen sind und dass bei denselben Kollateralknospen überhaupt gar nicht vorkommen.

Dagegen begegnen wir bei den Monokotylen, wo im Gegenteile die Kollateralknospen die Regel bilden, einer gewichtigen Ausnahme. In der

Familie der Dioscoreaceen nämlich kommen durchweg Serialknospen vor. Unterhalb des ersten Achselzweigs sitzen in der Mediane 1—2 kleine, in die Achsel herabsteigende Knospen, wie bei den Dikotylen. Sie sind auch, wie bei den Dikotylen (S. 668) transversal orientiert. Ein andermal stehen in der Achsel 1—2 Serialknospen und unterhalb derselben befindet sich ein kugeliges Knöllchen (S. 668) als dritte Serialknospe. Also nicht nur dieses Merkmal, sondern auch noch einige andere charakterisieren diese Familie als von allen Monokotylen abweichend und deshalb ist es nicht verwunderlich, dass schon daran gedacht wurde, sie mit der Abteilung der Dikotylen zu verbinden, und zwar zunächst mit der Familie der *Aristolochiaceen*, wo auffallenderweise auch durchweg Serialknospen vorkommen. Es wäre ein dankbares Thema, die Beziehungen dieser zwei Familien neuerdings einem eingehenden Studium zu unterziehen.

Auch bei der Gattung *Smilax* befinden sich unterhalb des ersten Achselzweigs (namentlich des blühenden) herabsteigende Serialknospen. Sonst sind mir Serialknospen bei den Monokotylen nicht bekannt.

Serialknospen bei den Dikotylen, insbesondere hinabsteigende, sind nicht etwa eine aussergewöhnliche Erscheinung, denn sie kommen hier allgemein vor. Manchmal allerdings regelmässig und in auffallend grosser Anzahl, während ein andermal nur eine Serialknospe zum Vorschein kommt und zwar unter der Hauptknospe an besonders üppig aufgewachsenen Achsen oder in der Inflorescenz; noch anderwärts endlich entwickelt sich überhaupt gar keine Serialknospe. Aber auch in diesem letzteren Falle können wir sie hervorrufen, wenn wir an einem, in starker Entwicklung begriffenen Spross oberhalb des Basalteils den ganzen Spross abschneiden und auch die ersten Achselknospen entfernen. Da ist es mir fast immer gelungen, sofort als Ersatz eine Serialknospe hervorzurufen. Man kann also in den Serialknospen eine Art von Reserveaushilfe für den Fall, wenn die normale Knospe eingeht, erblicken. In anderen Fällen sind wieder die biologischen Funktionen auf die Serialknospen in bestimmter Regelmässigkeit verteilt. So entwickelt sich die erste Knospe zu einem Blütenstand oder Achsendorn, die zweite zu einem vegetativen Wiederholungszweig, während die dritte sich wie eine schlafende Knospe für die Zukunft verhält. Im Nachfolgenden werden wir einige Beispiele kennen lernen.

Die Serialknospen sind demnach eine normale und gesetzmässige Erscheinung*) im Pflanzenreiche, ähnlich wie die Kollateralknospen, obzwar die letzteren in normaler Weise weniger häufig entwickelt zu sein pflegen. Accessorische Knospen hat Roeper schon im J. 1826 gekannt und nach ihm zählt E. Meyer (1832) bereits mehrere Beispiele an Pflanzen auf, aber beide sehen sie als abnorme Erscheinungen an. Auch Brunner nennt sie »monstrosité« (Annal. de sc. nat. 3 ser. VIII). Erst Wydler hat

*) Über diese so wichtigen Organe finden wir in den landläufigen Lehrbüchern und Kompendien merkwürdigerweise gar keine Erwähnung.

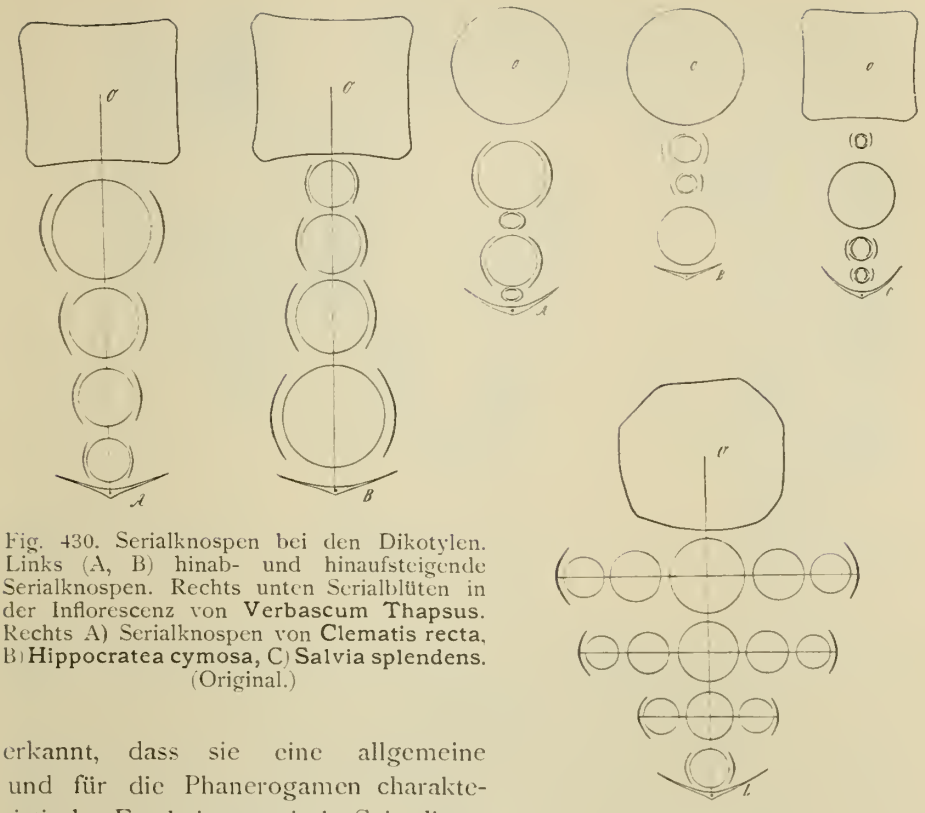


Fig. 430. Serialknospen bei den Dikotylen. Links (A, B) hinab- und hinaufsteigende Serialknospen. Rechts unten Serialblüten in der Inflorescenz von **Verbascum Thapsus**. Rechts A) Serialknospen von **Clematis recta**, B) **Hippocratea cymosa**, C) **Salvia splendens**. (Original.)

erkannt, dass sie eine allgemeine und für die Phanerogamen charakteristische Erscheinung sind. Seit dieser Zeit haben sich mit ihrer Beobachtung viele Autoren befasst (A. Braun, Damaskinos et Bourgeois, Eichler, Magnus, C. De Candolle, Russel, Guillard, Hildebrand).

Die Serialknospen sind in der Achsel derart orientiert, dass entweder die ältesten sich zur Achse stellen und die jüngeren successive in die Achsel hinabsteigen — nennen wir sie also hinabsteigende — oder die jüngeren successive aus der Achsel auf die Achse hinaufsteigen — geben wir ihnen also den Namen hinaufsteigende (Fig. 430).

Die hinabsteigenden Serialknospen sind im Pflanzenreiche sehr verbreitet. Sie sind in verschiedener Anzahl entwickelt, häufig finden wir bloss 1—2. Wenn sie in grösserer Anzahl vorhanden sind, so tritt in der Regel die älteste mehr oder weniger hoch auf die Achse hinauf. Als Beispiel führen wir an: *Pterocarya* (Fig. 431), *Gleditschia* (wo die älteste in einen Dorn verwandelt ist), *Swartzia Ulei* Harms (Fig. 431), wo an der Achse bis 10 in einer Reihe vorkommen, *Cocculus caroliniana* (wo die älteste zum Blütenstande aufwächst), *Callicarpa purpurea* Juss. (wie bei der vorigen), *Gymnocladus canadensis* (wo sie von der Rinde umgeben sind, so dass sie in einer Vertiefung eingebettet sitzen), *Styrax glabrescens* Benth. (wo die erste Knospe sich in eine Inflorescenz verwandelt), *Capparis acu-*

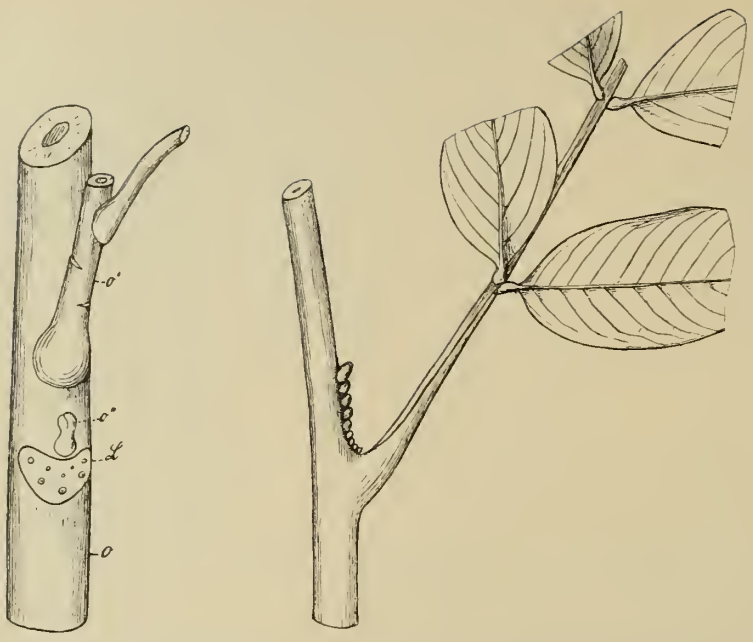


Fig. 431. **Pterocarya caucasica** C. A. M. (links); L) Blattnarbe am Zweige (o), o', o'') Serialknospen. **Swartzia Ulei** Harms (rechts), mit einer Reihe von Serialknospen. (Original.)

minata Willd. (wo wir an der Achse oberhalb der Achsel eine ganze Reihe von Blüten vorfinden), *Rubus plicatus* u. a., *Menispermum*, *Dioscorea*, *Tamus*, *Callitriche* (wo unterhalb der männlichen Blüte 1—2 sterile Zweige erscheinen), *Forestiera acuminata* (wo die erste, auf die Achse verschobene Knospe sich in einen Dorn, die zweite in einen Blütenstand und die dritte in einen sterilen Zweig verwandelt), *Canthium parviflorum* (wo gleichfalls die erste Knospe ein auf die Achse verschobener Dorn ist), *Sambucus*, *Forsythia*, *Guilandina Bonduc*, *Nicotiana Tabacum*, *Plenikia populnea* Reis, *Teucrium Botrys* (wo in der Achsel des Blatts in dichter Reihe 5 Blüten stehen), *Perilla ocymoides* (Labiat.), wo unterhalb der Blüte ein Zweig und unterhalb des letzteren eine vegetative Reserveknospe sich befindet. Aus dem gesagten sehen wir zugleich, dass reihenweise zusammengestellten Knospen eine verschiedene Funktion zugewiesen wird und fast die Vermutung nahe liegt, dass dies überhaupt die biologische Ursache ihrer Entstehung ist.

Manchmal zeigen sich schon in den Achseln der Keimblätter hinabsteigende Serialknospen so z. B. bei *Tetragonolobus purpureus*, *Galium Aparine* (Fig. 191), *Sherardia arvensis*, *Gymnocladus* (bis 8). Aus diesen Knospen erfolgt dann in der Regel die Verzweigung, während der Hauptstengel zuweilen im zweiten Jahre verkümmert.

In der Gattung *Verbascum* ist eine ganze Inflorescenz aus Serialblüten zusammengesetzt (Fig. 430) und zwar in der Weise, dass in der Achsel der

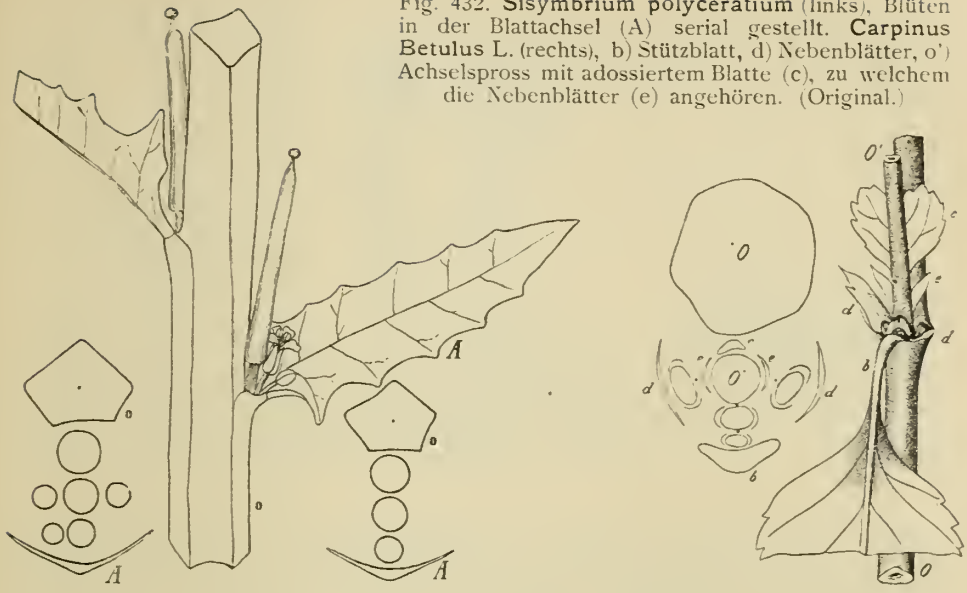


Fig. 432. **Sisymbrium polyceratium** (links), Blüten in der Blattachsel (A) serial gestellt. **Carpinus Betulus** L. (rechts), b) Stützblatt, d) Nebenblätter, o') Achselspross mit adossiertem Blatte (c), zu welchem die Nebenblätter (e) angehören. (Original.)

Vorblätter (α, β) neuerdings transversale Serialknospen stehen, so dass in der Achsel einer Bractee ein ganzes Büschel von Blüten erscheint. Etwas ähnliches kommt an den Zweigen der Gattung *Forsythia* vor.

Eine sonderbare und mir bisher unklare Stellung der Blüten finden wir bei der Crucifere *Sisymbrium polyceratium* (Fig. 432), wo in der Achsel der Blätter (!) Serialblüten hervorkommen. Allein hier geschieht es auch, dass neben den reihenweise stehenden Blüten noch einzelne Seitenblüten zum Vorschein kommen. Weil diese Blüten keine Vorblätter haben, so kann man nicht sagen, ob jene Seitenblüten kollateral oder subordiniert sind. Das letztere dürfte aber eher das richtige sein, denn wie in der Traube die Bracteen, so abortieren auch hier die transversalen Vorblätter.

Ebenso wie die Serialknospen auf die Achse hinaufsteigen, verschieben sich auch manchmal (aber selten!) diese Knospen mehr oder weniger herunter an die Blattbasis. Wir haben dies schon bei der Gattung *Chirita* gesehen (Fig. 217) und ausnahmsweise erfolgt dies auch bei den *Cruciferen*, wenn in der Achsel zahlreiche Serialknospen (so wie bei *Raphanus)* entwickelt sind. Auch bei dem schon erwähnten *Sisymbrium polyceratium* verschieben sich die letzten Axillarblüten an die Blattbasis. Ähnlich bei *Atriplex*.

Eine höchst sonderbare Verwendung der Serialknospen findet man bei der halbstrauchartigen Pflanze aus der Familie der Verbenaceen, *Lippia riojana* Hieron. (Fig. 15, Taf. III), welche Hieronymus in Argentinien auf Salzlagunen entdeckt und nach Europa gebracht hat. Diese Pflanze zeigt ausserdem noch eine merkwürdige, der geringsten Wasserverdunstung dienende Einrichtung. Die Blätter sind nämlich in kleine

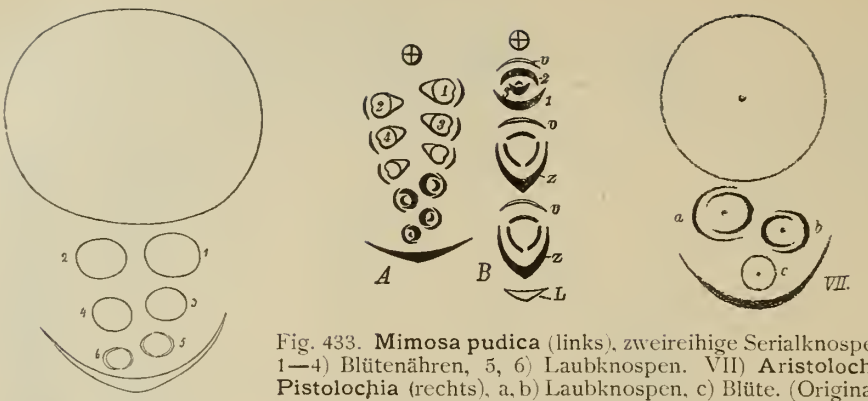


Fig. 433. **Mimosa pudica** (links), zweireihige Serialknospen, 1—4) Blütenähren, 5, 6) Laubknospen. VII) **Aristolochia Pistolochia** (rechts), a, b) Laubknospen, c) Blüte. (Original.) A) **Aristolochia Clematitis**, Blüten und Laubknospen biserial angeordnet. B) **Ar. Sipho**, zwei Blüten und eine Laubknospe in einer serialen Reihe, v) Vorblatt, z) kleinlaubiges Zwischenblatt. (Nach Eichler.)

Knäuel zusammengeballt und die einzelnen Lappen so verbogen, dass sie wie ein Gehirn aussehen. Auf der Oberfläche sind sie glatt, derb, ohne Spaltöffnungen, nur auf der Unterseite, an der, dem Zweige angedrückten Fläche zeigen sie Spaltöffnungen zwischen dichten Haaren. In der Blattachsel *(a)* sitzt die Knospe *(o)*, oberhalb derselben aber noch die zweite, dritte und vierte *(o', o'', o''')* in aufsteigender Ordnung und in einer Reihe. Weil alle diese Knospen die ersten Blätter transversal orientiert tragen, so ist es evident, dass sie da nur Serialknospen vorstellen. Auch der Zweig (*m*) ist der älteste Serialspross im Hinblicke auf das Stützblatt *(a')*. Die Zweige sind gegenständig, weil die Blätter an der Achse in dekussierten Paaren stehen. Dadurch geschieht es, dass die holzigen Zweige dieser merkwürdigen Pflanze reihenweise gleichsam von gelappten, grünlichen Warzen bedeckt sind und an den Habitus halophiler Pflanzen erinnern.

Es geschieht manchmal, dass die reihenweise gestellten Knospen in zwei Reihen dadurch auseinandertreten, dass sich eine Knospe nach rechts und die andere nach links von der Mediane entfernt. Nennen wir solche Knospen zweireihig-serial. Ein solcher Fall ist seit langem her an den Blüten in den Blattachseln bei *Aristolochia Clematitis* (Fig. 433) bekannt. Hier finden wir in der Achsel zwei Reihen von Blüten mit einem kleinen, nach aussen gestellten Vorblatt. Nach den Blüten aber steigen in die Achsel Vegetativknospen hinab, welche transversal orientiert sind. Warming, Wydler u. a. vermuteten, dass hier eine Wickel vorhanden sei, aber dem widersprechen andere Arten der Gattung Aristolochia (*A. Sipho* L., *A. grandiflora* Sw. u. a.), welche in der Achsel die Knospen in einer einzigen hinabsteigenden Reihe mit adossierter Orientierung angeordnet zeigen. Eichler legt diese Sache in dem Sinne richtig aus, dass die einreihigen Knospen in zwei Reihen auseinandergetreten sind, wobei eine

Drehung um 90° stattfand, so dass das erste Vorblatt (α) bei *A. Clematitis* in die Transversale fiel, während das zweite abortierte. Dies kann ich durch meine eigene Beobachtung bestätigen, welche dahin lautet, dass bei *A. Pistolochia* L. eine Mittelstellung zwischen den beiden obengenannten eintritt, denn in der Achsel sitzen vorerst zwei Vegetativknospen seitwärts der Mediane und unterhalb derselben in der Mediane befindet sich die Blüte (Fig. 433).

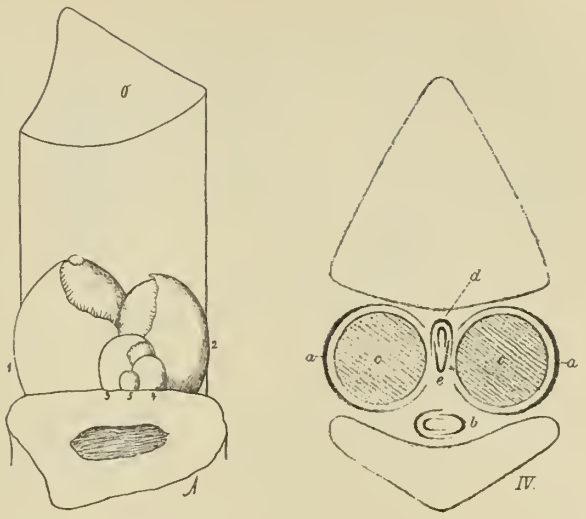


Fig. 434. **Acacia leiophylla** (links), A) Stützblatt, 1—5) Serialknospen. IV) **Ac. longifolia**, a) transversale Vorblätter, d) Laubknospe, o) Blütenähren, b) seriale Laubknospe. (Original.)

Dass tatsächlich die Serialknospen aus einer Reihe in zwei Reihen auseinandertreten, kann man schön an der Gattung *Atriplex* sehen, wo wir in der Achsel 4—5 Blüten und Serialzweige finden. Diese standen ursprünglich in einer hinabsteigenden Reihe in der Mediane und traten erst später in zwei Reihen auseinander. Etwas ganz ähnliches finden wir an den ersten Zweigen unterhalb der Inflorescenz von *Thalictrum aquilegifolium*. Die zweireihigen Serialknospen sind übrigens verbreiteter, als man früher wusste. Bei *Mimosa pudica* sind die Blütenähren und Vegetativknospen in ähnlicher Weise in der Achsel angeordnet (Fig. 433). Die Achselknospen bei *Acacia leiophylla* und ihren Verwandten (Fig. 434) sind ebenfalls zweireihig orientiert. Bei der zweireihigen Anordnung gilt die Regel, dass sich die Vorblätter immer transversal zur Mediane stellen und zwar die ersten stets äusserlich.

Die zusammengesetzteste Komplikation der Serialknospen finden wir bei den Gattungen *Phoradendron* und *Dendrophthora* aus der Familie der *Loranthaceen*. Diese Komplikation wurde von Eichler mit glücklicher Hand gelöst. Verschiedene Arten dieser Gattungen zeigen ihre Blüten an den Zweigen in Gestalt von Ähren angeordnet, aber so, dass je nach der Art sich oberhalb eines Bracteenpaares bald eine, bald mehrere Blüten in einer oder in mehreren Reihen befinden (Fig. 435). Diese Blüten sind wie gewöhnlich am Zweige tief eingesenkt und in der Regel hoch oben die Achsel hinaufgeschoben. Im Falle (A) ist es eine einzige Axillarblüte, im Falle (B) ist es eine einfache, seriale, hinabsteigende Reihe von Blüten, welche den oben beschriebenen Fällen bei anderen Pflanzen in nichts

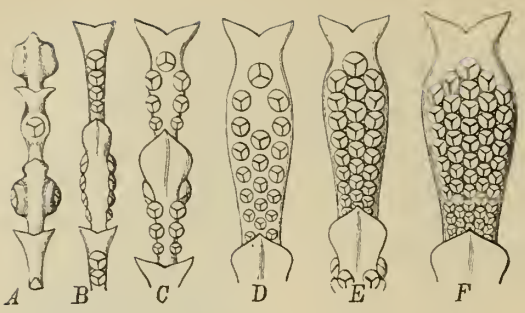


Fig. 435. A) **Dendrophthora buxifolia** Eichl. mit einzelnen, hinaufgerückten Blüten. B) **D. Mancinellae** Eichl. mit einer Reihe serialer Blüten, C) **Phoradendron latifolium** Grsb. mit 2 Reihen, D) **Ph. crassifolium** Pohl mit 3 Reihen, E) **Ph. ensifolium** Pohl mit 3 Reihen, F) **Ph. tomentosum** DC. mit 5 Reihen serialer männlicher Blüten. (Nach Eichler.)

widerspricht. Im Falle (C) haben wir zwei Reihen, wobei die älteste, oberste Blüte bisher in der Mediane steht und anders orientiert ist, als die übrigen Blüten. Das würde mit der Stellung der Knospen bei Aristolochia Pistolochia übereinstimmen. Im Falle (D) haben wir aber drei Reihen, im Falle (F) sogar vier Reihen von Blüten, wobei abermals die oberste in der Mediane steht und die Blüten in den einzelnen Reihen transversal miteinander abwechseln. Eichler erklärt ganz richtig, dass auch in diesen zusammengesetzten Fällen (er hat hier bis 100 Blüten in den Achseln gezählt) eine ursprüngliche, einfache Reihe in der Mediane angenommen werden muss, welche aber in zwei Reihen auseinandergetreten ist und dass diese zwei Reihen abermals in zwei Reihen u. s. w. auseinandertraten. Das muss so verstanden werden, dass das Auseinandertreten phylogenetisch erfolgt, nicht etwa in jedem Falle wirklich in der Gegenwart an einem und demselben Individuum. Diese Vermutung wird durch eine ganze Reihe der eben angeführten Fälle, durch die Stellung der ältesten Blüte in der Mediane und durch die Abwechslung der Blüten in parallelen Reihen bestätigt.

Die Ursache, warum die Serialreihen in zwei auseinandertreten, ist klar: in zwei Reihen können sich die Blüten viel freier und in grösserer Anzahl entwickeln, als in einer, was für die Pflanze vorteilhafter ist.*)

In der Abteilung der Gymnospermen scheinen die Serialknospen eine Seltenheit zu sein. Einen vereinzelten Fall führt Willkomm bei *Pinus Pinea* an, wo angeblich eine seriale, hinabsteigende Knospe am Ende des Hauptstammes unter den Büscheln der Nadelblätter zum Vorschein gelangt. Ich selbst hatte keine Gelegenheit, diese Angabe zu bestätigen. Regelmässig kommen aber serial hinabsteigende Serialknospen bei *Sequoia sempervirens* von (schon Weisse hat sie gekannt). Sie gelangen dort unter den Seitenzweigen, namentlich den blütentragenden, zum Vorschein.

Die aufsteigenden Serialknospen sind ziemlich selten. Als schönes Beispiel haben wir sie an den Jahrestrieben von *Lonicera*, oder

*) Ich glaube, dass es möglich sein wird, durch weitere Forschungen in der Familie der Loranthaceen diese Verhältnisse noch näher aufzuklären.

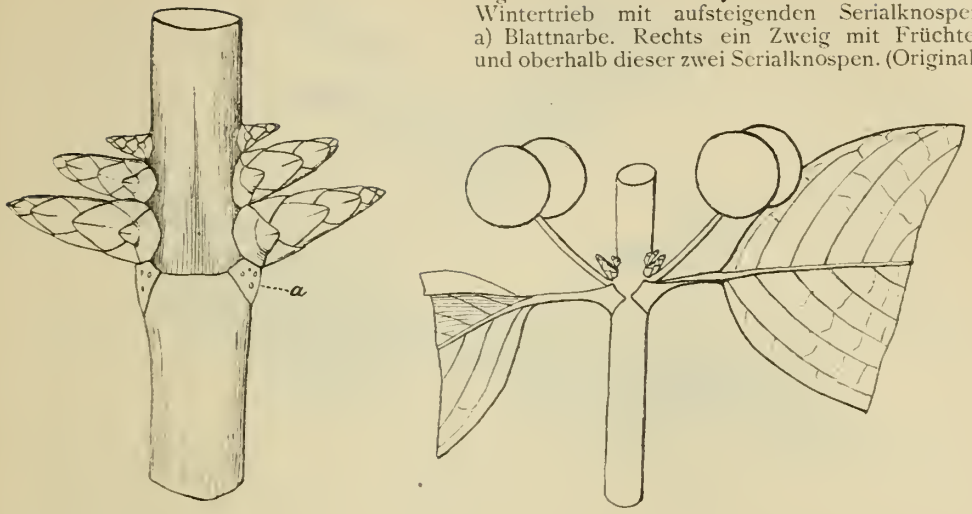


Fig. 436. **Lonicera Xylosteum** L. Links ein Wintertrieb mit aufsteigenden Serialknospen, a) Blattnarbe. Rechts ein Zweig mit Früchten und oberhalb dieser zwei Serialknospen. (Original.)

auch an deren blühenden Zweigen. An den ersteren sieht man in der Regel (Fig. 436) 3—4 senkrecht abstehende, kegelförmige, grosse, von paarweise gestellten Schuppen gedeckte Knospen, welche stark auf den Zweig hinaufgeschoben sind. Die blühenden Zweige tragen ganz unten eine zweiblütige Cyme und oberhalb derselben zwei Knospen. Ein anderes bekanntes Beispiel bieten uns die blühenden Zweige der *Fuchsia coccinea* (Fig. 437). Hier sind es die langgestielten Blüten, welche in der Reihe aus der Achsel der gegenständigen Blätter herauskommen und von denen die unterste Blüte die älteste ist. Auf die Achse sind sie nicht besonders hinaufgeschoben. *Passiflora* trägt in der Blattachsel eine Ranke und oberhalb derselben eine Knospe. *Celastrus nemorosus* Er. u. a. Arten zeigen in der Blattachsel einen Achsendorn und oberhalb desselben eine Knospe. Ähnlich verhält es sich bei der Gattung *Catha*. *Rhizophora Mangle* L. trägt oberhalb der Inflorescenz eine Knospe. Gleichfalls aufsteigende Knospen sind bei *Kiggelaria africana* zu sehen. Am Stengel der *Viola tricolor* sitzt oberhalb der Blüte eine vegetative seriale Knospe.

Es kommen hie und da Fälle vor, wo die Dislokation der Serialknospen weder der auf- noch der hinabsteigenden Ordnung entspricht. So treten in der Blattachsel von *Clematis recta* zwei Serialzweige hervor, aber zwischen ihnen in der Mediane erscheinen noch abwechselnd zwei kleine serial orientierte Vegetativknospen (Fig. 430). Die exotische, in den Gärten kultivierte *Salvia splendens* zeigt Serialknospen oberhalb des Hauptzweigs und ebenso auch unterhalb desselben (Fig. 430). Eine noch auffallendere Zusammenstellung erblicken wir bei der afrikanischen *Hyppocratea cymosa* Willd. Hier kommt aus der Blattachsel ein blühender Zweig hervor

Fig. 437. **Fuchsia coccinea.** Seriale, aufsteigende Blüten. (Original.)

und oberhalb desselben entwickeln sich zwei vegetative Serialknospen, von denen die erste, ältere der Achse, die zweite, jüngere dem Zweige zugewendet ist. Aus all' dem gelangen wir zu der Erkenntnis, dass die Tätigkeit des axillaren Meristems sich an verschiedenen Stellen erhält: einmal dicht in der Achsel, das anderemal höher an der Hauptachse; manchmal macht sich diese Tätigkeit an der Blattbasis, in noch anderen Fällen zwischen den bereits entwickelten Seitenzweigen geltend. Die Verschiebung der Serialknospen auf die Achse oder das Blatt bietet aber einen neuen Beweis, dass die Hinaufschiebung und kongenitale Anwachsung der Axillarachsen an die Mutterachsen oder an das Stützblatt in der Pflanzenwelt vor sich geht und dass also dadurch unsere Darlegung betreffs der Zusammensetzung der Sympodien in der Familie der Asclepiadaceen, Solanaceen etc. eine Bestätigung erlangen.

Die Kollateralknospen sind auf die Monokotylen beschränkt. Regelmässig kommen sie nur bei einigen Arten vor, so bei einigen Gattungen der *Araceen* (Xanthosoma, Colocasia u. a. — Engler), in der Achsel der fleischigen Schuppen verschiedener Zwiebeln (Muscari, Ornithogalum, Allium u. s. w.). Bei den genannten Gattungen sind sie sogar ein gewichtiger Faktor bei der Vermehrung der Zwiebeln. Bei *Allium rotundum* sind diese Zwiebelchen langgestielt und leicht abfallend. Sehr eigentümliche Verhältnisse findet man in dieser Beziehung bei *Ornithogalum longebracteatum* Jacq. (Fig. 19, Taf. III), welches bei uns in Gärten häufig angepflanzt und in den Häuslichkeiten häufig mit der Meerzwiebel verwechselt

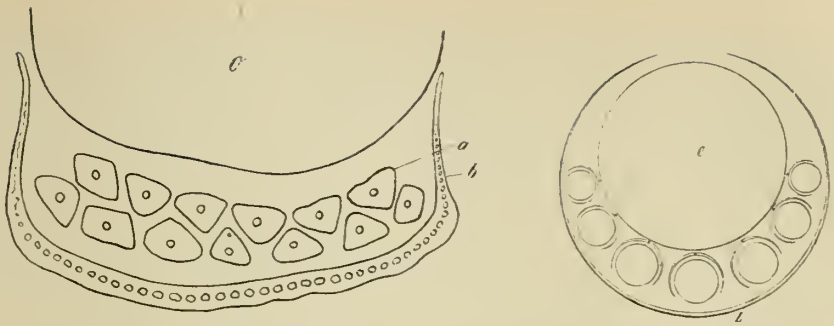


Fig. 438. Collaterale Knospen bei den Monokotylen. **Musa sumatrana** Becc. (links), b) Stützbraktee, a) weibliche Blüten in 2 Reihen, c) Blütenstandachse. Schema der collateralen Knospen (rechts). (Original.)

wird. Die Zwiebel der genannten Art ist glatt, grün, glänzend, faustgross. Im Frühjahr finden wir nach Abschälung der äussersten alten Schuppen an der fleischigen Schuppe auf dem Rücken angewachsene, ein wenig zusammengedrückte Zwiebelchen in beträchtlicher Anzahl. Das grösste, einzelne steht oben, dann folgen weiter unten zwei nebeneinander, noch weiter vier in einer Reihe, dann einige in verwirrter Reihe und ganz unten wieder einige kleine. An den unteren, namentlich den jüngsten können wir schön sehen, dass von einem jeden ein hervorstehender Stiel herabläuft, der aber mit der Schuppe verwachsen ist. An den älteren fliesst dieser Stiel vollständig mit der Oberfläche der Schuppe zusammen, so dass es scheint, als ob das Zwiebelchen aus der Oberfläche der Zwiebel herauswachsen würde. Wenn die Hüllschuppen an der Zwiebel absterben und vertrocknen, so fallen die Zwiebelchen an der Oberfläche sehr leicht ab und wenn sie vom Wasser auf andere Standorte weggeschwemmt werden, so wachsen sie dort zu neuen Pflanzen auf.

Wenn wir die morphologische Bedeutung der so grossen Anzahl von Zwiebelchen beim genannten *Ornithogalum* in Erwägung ziehen, so können wir uns die Sache nicht anders erklären, als dass dieselben kollaterale Knospen und zwar in einigen Reihen hintereinander (oder obereinander) darstellen. Solche mehrzeilige kollaterale Knospen kommen auch allgemein in dem Blütenstande der Gattung *Musa* vor. Die weiblichen Blüten und später die fleischigen Früchte sitzen hinter einem breiten Hochblatt in einer stattlichen Ähre u. zw. immer in grosser Anzahl in zwei transversal parallel verlaufenden Reihen. Ich selbst hatte Gelegenheit, die Blütenähren der Art *Musa sumatrana* Becc. zu untersuchen (Fig. 438). Selbst im jüngsten Stadium fand ich, dass beide Reihen von einander abgeteilt sind und dass die einzelnen Blüten der einen Reihe mit den Blüten der zweiten Reihe abwechseln. Ebenso konnte ich nicht feststellen, dass eine Reihe jünger und die andere älter wäre. Es macht dies den Eindruck, als ob ursprünglich eine transversale Reihe in zwei auseinandergetreten wäre (allerdings in phylogenetischem Sinne gedacht).

Bei dem oben beschriebenen *Ornithogalum longebracteatum* sind freilich die oberen Reihen älter und die unteren successive jünger. Hier sieht es wieder ähnlich aus, wie bei den Serialknospen, welche sich ebenfalls in hinabsteigender Ordnung entwickeln. Man kann also mit Recht vermuten, dass es hier hinabsteigende Serialreihen kollateraler Knospen gibt — also eine Kombination beider Kategorien von accessorischen Knospen.

Im allgemeinen kann man die Beobachtung machen, dass die Kollateralknospen dort vorkommen, wo es sich um eine intensive vegetative Vermehrung handelt, in der Inflorescenz und dort, wo ein starkes Wachstum der vegetativen Organe herrscht. Selbstverständlich sind alle Kollateralknospen in einer Achsel zu der gemeinsamen Achse adossiert (Fig. 438).

f) Die Adventivknospen.

Knospen, welche ausserhalb der Achsel an welcher Stelle der Pflanze immer zum Vorschein gelangen, heissen Adventivknospen.

Die Adventivknospen und Sprosse sind im Pflanzenreiche sehr verbreitet und überall der Erneuerung der Pflanzen oder etwelcher Organe, oder endlich der vegetativen Vermehrung derselben dienlich. Manchmal zeigen sie sich an der Pflanze nur zufällig oder in abnormer Weise, manchmal nur unter gewissen Umständen; in noch anderen Fällen sind sie aber eine regelmässige Erscheinung in dem Masse, dass sie gleichsam ein spezielles Merkmal der betreffenden Pflanzen bilden. Überall können wir die Beobachtung machen, dass sich durch die Hervorbringung von Adventivknospen das Bestreben der Pflanze äussert, nicht nur ihr individuelles Leben, sondern auch ihre Rasse, der sie angehört, zu erhalten. Dies geschieht freilich auf geschlechtlichem Wege durch Erzeugung von Samen, dann durch Vegetativorgane (Zwiebeln, Knollen, Rhizome u. s. w.), aber nebenbei kann die Pflanze aus welcher Stelle ihres Körpers immer eine Knospe gebären, welche imstande ist, zu einem neuen Individuum heranzuwachsen. Ja, wie wir noch hören werden, kann unter gewissen Umständen ein Teil irgend eines beliebigen Gewebes, ja selbst eine einzelne Zelle die Grundlage zu einer neuen Knospe oder Pflanze abgeben. Diese Erneuerung und Neubildung der Pflanzen ausserhalb des Geschlechtsaktes ist überhaupt ein Charaktermerkmal der gesamten Pflanzenwelt und wenn dieses Merkmal auch noch bei den niedriger organisierten Tieren vorkommt, so verschwindet es ganz und gar bei der auf einer höheren systematischen Stufe stehenden animalischen Welt. Es ist bemerkenswert, dass die vegetative Erneuerung des Individuums ein charakteristisches Merkmal der niedriger organisierten Geschöpfe ist und dass die, die höchste Organisation aufweisenden Typen auf der Erde die geringste Fähigkeit zeigen, sich zu

vermehren. Die Kryptogamen können sich durch ungeschlechtliche Sporen vermehren, das heisst jede Zelle am Pflanzenkörper kann die Pflanze vermehren. Die phanerogamen Pflanzen können wo immer an ihrer Oberfläche eine Innovationsknospe d. h. einen ungeschlechtlichen Embryo bilden. Bei den höheren Tieren ist eine solche Regeneration schon unmöglich. Hier kann sich das Individuum nur auf geschlechtlichem Wege erneuern. Wir wissen aber sowohl aus der Botanik als auch aus der Zoologie, dass die tüchtigsten, zu einer individuellen Entwicklung befähigtesten und also auch die phylogenetische Entwicklung am besten bedingenden Individuen nur durch Kreuzung auf dem geschlechtlichen Wege erzeugt werden. Die phylogenetische Entwicklung der Organismen ist daher von der geschlechtlichen Erzeugung gewissermassen begleitet und deshalb ist schliesslich bei den höchsten Organismen die geschlechtliche Erzeugung die einzige Art der Vermehrung. Daraus folgt das Faktum, dass die höchstorganisierten Geschöpfe auf der Erde die geringste Befähigung haben, ihre Rasse für die Zukunft zu erhalten. Dies bestätigt uns auch die Paläontologie.

Die Adventivknospen sind bisher vielleicht an allen möglichen Pflanzenteilen (an Wurzeln, Achsen, Blättern, Keimblättern, Kelchen, Kronblättern u. s. w.) beobachtet worden. Besonders häufig gelangen sie an verletzten Teilen zum Vorschein; so können wir eine neue Begonienpflanze leicht erhalten, wenn wir den Bruchteil eines lebenden Blattes wie einen Samen in die Erde legen. Abgerissene oder abgefallene Blättchen der *Cardamine pratensis* keimen an der Basis sofort zu einer neuen Pflanze auf. Wenn wir die Wurzel von *Taraxacum officinale* durchschneiden, so bildet sich an der verletzten Stelle ein sogenannter Callus, aus welchem sofort einige Knospen aufwachsen, so dass sich im nächsten Jahre aus dem verletzten Individuum ein mehrköpfiger Stock bildet. Es wurde beobachtet, dass ein nur 1 *mm* starker Abschnitt aus der Wurzel eines Taraxacums zu einer neuen Pflanze heranwuchs. Dadurch wird es erklärlich, warum dieses Unkraut in den Gärten sozusagen unausrottbar ist, denn jedes noch so kleines, beim Herausreissen übriggebliebenes Stückchen regeneriert sich in der Erde von neuem.*)

Abgebrochene Blätter der *Sinningia speciosa* (»Gloxinia«) bilden auf der Erde eine kleine Knolle und aus dieser ein neues Individuum. Auf diese künstliche Weise vermehren die Gärtner die genannte Zierpflanze. Aus der Gärtnerpraxis sind noch viele Fälle bekannt, wo aus abgebrochenen Blättern die Pflanze neu aufwächst.

An einem abgeschnittenen Stamm oder Zweige bildet sich vorerst der sogenannte Callus. Derselbe entsteht dadurch, dass die Zellen des lebenden Gewebes, welches mit der verletzten Stelle in Berührung kommt,

*) In neuerer Zeit wurden von mehreren Physiologen künstliche Versuche gemacht, durch Abschneidung verschiedener Pflanzenteile Adventivknospen oder Adventivwurzeln hervorzurufen (so von Goebel, Klebs, Pfeffer, Němec u. s. w.). Die Bildung ähnlicher Knospen wird Regeneration genannt.

Fig. 439. Sedum dasyphyllum L. 2—4) Adventivknospen an den Blattbasen, 5) Adventivknospe aus der Blütenregion. (Kerner, Pflanzenl.).

sich zu teilen und zu vermehren beginnen, bis sie einen zusammenhängenden Überzug an der verletzten Stelle bilden. Aus einem solchen Callus entwickelt sich dann sofort eine Menge von Adventivknospen.

Klebs wollte einen Unterschied zwischen natürlichen und künstlich hervorgebrachten Adventivknospen machen, indem er sagt, dass sie eine verschiedene biologische Bedeutung haben. Es mag dahingestellt sein, was für eine biologische Bedeutung die Adventivknospen haben, aber die morphologische Wesenheit ist bei ihnen überall gleich.

Bei einigen Pflanzen sind die Adventivknospen eine regelmässige, gewissermassen konstante Erscheinung an gewissen Teilen der Pflanze, was uns eine ähnliche Erscheinung bei den Farnen in Erinnerung bringt. So kommen z. B. hinter den einzelnen Zähnen am Rande der fleischigen Blätter von *Bryophyllum calicinum* (Crassul.) regelmässig Knospen zum Vorschein, worüber seinerzeit Goethe seine morphologisch-biologischen Ansichten ausgesprochen hat. Am Rande der Blätter von *Malaxis paludosa* (einer Sumpforchidee) zeigen sich, in der Regel sehr zahlreich, winzige Knospen, so dass die Floristen diese Blätter gewimpert nennen. Die abgefallenen Blätter des *Sedum dasyphyllum* sind dick, fleischig, einer Linse ähnlich; sobald sie mit der Erde in Berührung gelangen, so wachsen sie sofort an der Basis zu einem neuen Pflänzchen auf (Fig. 439).

Sehr interessante Adventivknospen bildet an den Blättern die amerikanische *Tolmiea Menziesii* Hook. (Saxifrag.). Diese Knospen entstehen immer einzeln an der Blattbasis (Fig. 440) und zwar so regelmässig, dass man überhaupt kein Blatt ohne eine derartige Knospe findet.*) Sie entstehen exogen und zeigen auch eine bestimmte Orientierung zum Mutterblatte; es bildet sich nämlich zuerst ein häutiges Niederblatt, welches mit dem Rücken stets in den basalen Ausschnitt der Blattspreite fällt. Die nachfolgenden 1—2 (ähnlichen) Niederblätter nehmen schon keine be-

*) Es ist eigentlich eine Varietät, welche durch diese Eigenschaft konstant gekennzeichnet ist.

stimmte Position ein. Hiezu muss bemerkt werden, dass die Axillarknospe desselben Blattes normal zwei transversale Niederblätter trägt. Die regelmässige Stellung des ersten Niederblattes der Blattadventivknospe muss man sich dahin erklären, dass es bei der ersten Entwicklung im Blattausschnitt den freiesten Platz findet.

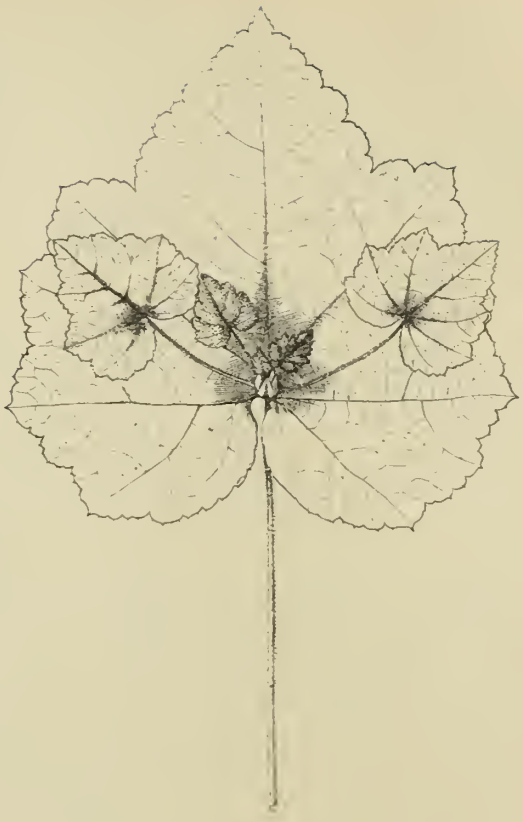


Fig. 440. **Tolmiea Menziesii** Hook. Das Blatt mit einer Adventivknospe. (Original.)

Es gilt zwar die allgemeine Regel, dass die Adventivknospen nicht nach so bestimmten Regeln orientiert sind, wie die normalen Achselknospen, was auch leicht erklärlich ist; dennoch scheint es aber, dass auch hier eine gewisse Gesetzmässigkeit bei der Entwicklung der ersten Phyllome sich geltend macht. Diese Gesetzmässigkeit ist in jedem einzelnen Falle durch andere Umstände bedingt. Ich selbst habe ausser der schon erwähnten Tolmiea noch einen ähnlichen Fall beobachtet. An der keimenden *Euphorbia Lathyris* L. zeigen sich immer am Hypokotyl zahlreiche Adventivknospen, welche mit zwei gegenständigen Schüppchen beginnen. Diese letzteren sind aber bei allen Knospen mit dem Rücken hinauf- und in der Richtung der Achse heruntergekehrt. Was die Ursache davon sei, kann ich mir nicht erdenken. Es wäre gewiss wünschenswert, dass dieses Thema besonders eingehend an verschiedenen Pflanzen erforscht werde. Die sich auf einer freien Fläche bildenden Adventivknospen ordnen ihre ersten Phyllome häufig so an, dass sie der Phyllotaxis, welche bei der betreffenden Pflanzenart gewöhnlich vorkommt, nicht entsprechen. Erst wenn die Knospe ein wenig herangewachsen ist, beginnen sich die Blätter in die normale Ordnung zu stellen.

Die Adventivknospen legen sich zumeist exogen an, obzwar ihnen auch das tiefere Gewebe (das Cambium oder Pericambium) ihre Entstehung verleihen kann. Bei der *Begonia* können sie aus der Epidermis entstehen, ja in manchen Fällen scheint es, als ob selbst Haare sich an den Blättern

in Knospen verwandeln würden (Regel). Von den Wurzelknospen der *Anemone silvestris* ist wohl bekannt, dass sie endogen entstehen.

Als besonderen Beleg dafür, dass Adventivknospen an den verschiedensten Teilen der Pflanze erscheinen können, führt Durafour (Bull. de la Soc. Nat. Ain) folgenden Fall an: Er tötete an einer Kartoffelknolle alle oberflächlichen Knospen ab und liess dann die Knolle ausruhen. Nach einiger Zeit bildeten sich im Innern der Kartoffelknolle neue Knospen, aus welchen sich neue kleinere Knollen entwickelten, welche die alte Mutterknolle aussaugten.

Interessante Nachrichten über die Morphologie der Adventivknospen gab auch C. De Candolle. Nach seinen Erforschungen entstehen die Adventivknospen am Stamme und an den Zweigen der Bäume durchweg endogen und zwar im Pericykel. Diese Knospen wachsen dann zu Seitentrieben aus und zeigen in der Gestaltung der ersten Blätter eine auffallende Übereinstimmung mit den Blättern an der Keimpflanze — es tritt hier also der Atavismus zutage. Erst später entwickeln sie sich in der Form, wie wir dieselben an Blättern erwachsener Zweige sehen. So führt er einen, bei *Eucalyptus Globulus* bekannten Fall an (vergl. S. 505). Auf die Übereinstimmung der Blätter an den Adventivtrieben mit den Blättern der Keimpflanze haben übrigens schon Pasquale (Napoli, 1867, Sulla eterofilia) und Bay. Balfour (1879) aufmerksam gemacht. Schon an den adventiven Wurzeltrieben kann man ganz gut eine andere Ausgestaltung der Blätter als an den Blättern der Baumkrone beobachten (Populus tremula, Tilia grandifolia u. s. w.). Endlich zeigen alle Zweige aus ruhenden Knospen anfangs andere Blattformen als an den erwachsenen Sommerzweigen.

Vielleicht die verbreitetsten Adventivknospen sind die Wurzelknospen, das heisst solche, welche aus der Wurzel der Kräuter, Bäume und Sträucher herauswachsen. Schon an den gewöhnlichen Obstbäumen können wir beobachten, wie in der Umgebung solcher Bäume (Kirschen, Weichseln, Pflaumen, Äpfel) aus der Erde eine Menge von Trieben spriessen, welche ihren Ursprung den Wurzeln des betreffenden Baumes verdanken. Mit einem Teile der Wurzel, aus der diese Triebe entstanden sind, abgeschnitten und in einen anderen Boden versetzt, können dieselben zu neuen, selbständigen Bäumen aufwachsen.

Die auf Rainen und trockenen Lehnen wachsende Schlehe (Prunus spinosa) bedeckt bald ihren ganzen Standort und zwar nur mit Hilfe von Wurzeltrieben, was zur Folge hat, dass die Schlehe manchmal ein unausrottbares und sehr unliebsames Unkraut auf den Feldkulturen wird. *Elaeagnus latifolia* L. treibt unter der Erde Wurzelzweige bis auf 15 *m* Entfernung und die Gegenwart dieser Wurzeln wird durch zahlreiche kleine Triebe verraten, welche aus der Erde emporspriessen. *Rhus typhina* L. bildet, irgendwo in einem Park eingesetzt, in kurzer Zeit um sich herum

einen ganzen Typhinushain, welcher auch die umgebende Vegetation erstickt. Es sind da wieder die Wurzeltriebe im Spiele.

Die gemeine *Agave americana* blüht und fruktifiziert erst in 50 und noch mehr Jahren. Die Hauptblattrosette verzweigt sich nicht und zeigt auch keine vegetative Vermehrung, was zur Folge hat, dass es um die Vermehrung dieser Pflanzenart schlecht bestellt wäre. Deshalb bilden sich zahlreiche Adventivknospen an den Wurzeln, mit deren Hilfe in kurzer Zeit die ganze Umgebung der ersten Blattrosette eingefasst ist.

Bei einigen perennierenden Pflanzen erfolgt die Perennierung nur mit Hilfe von adventiven Wurzelknospen. Dies geschieht manchmal in so hohem Masse, dass die betreffende Pflanze sich auf ihrem Standorte in erstaunlicher Menge vermehrt und die übrige Vegetation verdrängt. Beispiele haben wir an *Rumex Acetosella*, *Cirsium arvense*, *Linaria vulgaris*, *Melandryum pratense*, *Inula Britannica*, *Ajuga genevensis*, *Euphorbia Cyparissias* u. s. w. Selbstverständlich wird eine solche Pflanze, wenn sie in eine Garten- oder Feldkultur gerät, dort zu einem sehr lästigen Unkraut. Die Produktivität solcher Wurzeln ist unermesslich, denn es reicht das unbedeutendste, von den übrigen Wurzeln abgerissene Wurzelstückchen (so z. B. bei Rumex Acetosella) zur Hervorbringung gleich einiger neuer, oberirdischer Individuen hin. An der eben genannten Pflanzenart und an *Rubus Idaeus* L. habe ich beobachtet, dass schon die ersten Wurzelzweige an der Keimpflanze ungewöhnlich in die Länge wachsen und in der Erde horizontal fast ins Unendliche hinkriechen — also ähnlich wie ein Rhizom. Und überall treiben aus einer solchen Wurzel oberirdische Adventivstengel. Biologisch ahmen also hier die Wurzeln wahre Rhizome nach.

Auch verschiedene exotische, bei uns in den Glashäusern kultivierte Pflanzen verhalten sich in ähnlicher Weise (z. B. Clerodendron fragrans und andere).

Interessant ist der Umstand, dass häufig Adventivknospen an den Wurzeln nur an bestimmten Stellen hervorkommen. So wachsen bei *Geranium sanguineum* L. die Adventivknospen an der Wurzel nur dort, wo sich der Seitenzweig abteilt (Irmisch, Bot. Ztg. 1874). Dies kommt auch bei anderen Pflanzen vor. *Linum austriacum* L. perenniert in der Weise, dass aus der Hauptwurzel ganze Gruppen von Adventivknospen herauswachsen, aus welchen neue Stöcke im nächsten Jahre emportreten. Das wiederholt sich in den nächsten Jahren immer tiefer an einer und derselben Hauptwurzel. Bei den *Podostemonaceen* haben wir gesehen (S. 391), dass die vegetative Hauptaufgabe in die Wurzeln verlegt worden ist. An diesen flachen Wurzeln erscheinen auch die Adventivknospen in zwei regelmässigen Reihen und in akropetaler Anordnung. Die Ausbildung von Adventivknospen zum Zwecke der vegetativen Vermehrung hängt mit dem nachfolgenden Kapitel eng zusammen.

g) Die vegetative Vermehrung der Pflanzen.

Wir haben bereits im I. Teile mehrerenorts angeführt, dass zwischen der geschlechtlichen uud ungeschlechtlichen Vermehrung der Kryptogamen eine Gegenseitigkeit in dem Sinne herrscht, dass die Pflanze immer, wenn sie die Möglichkeit der geschlechtlichen Kopulation einbüsst, sich auf irgend eine ungeschlechtliche Weise zu vermehren trachtet. Dies gilt ebenso auch von den Phanerogamen. Das Produkt der geschlechtlichen Kopulation ist bei diesen der Same, aus welchem sich die Pflanzen erneuern oder vermehren soll. Es gibt aber durch verschiedene Ursachen verschuldete Fälle, wo es der Pflanze unmöglich ist, Samen zu erzeugen, in welchen Fällen sie sich immer mit irgend einer vegetativen Vermehrungsweise versieht. Manchmal verlaufen beide Lebensakte so miteinander (der Samenverlust und die vegetative Vermehrung), dass es fast zweifelhaft erscheint, ob die Apospermie deshalb eintrat, weil die Pflanze, indem sie sich ausgiebig in ungeschlechtlicher Weise vermehrt, Samen zu erzeugen überhaupt nicht notwendig hat. Dies ist z. B. der Fall bei *Poa bulbosa* L., *Allium vineale* L., *Gagea bohemica*. Schlt. Da müssen wir aber vom allgemeinen Standpunkte aus doch nur annehmen, dass die Entwicklung von Blüten, also der geschlechtliche Akt im wesentlichen die grundlegende und erste Lebensfunktion bei allen Phanerogamen und die Unterdrückung dieser Funktion eine sekundäre Erscheinung ist. Infolgedessen sind auch die Arten der vegetativen Vermehrung als hervorgerufener, sekundärer Zustand anzusehen.

Einer vegetativen Vermehrung entbehren alle einjährigen und zweijährigen Pflanzen, welche aber immer zur Blüte gelangen und zahlreiche Samen hervorbringen (Erophila verna, Myosurus minimus, Thlaspi arvense, Cerastium semidecandrum, Verbascum phlomoides u. a.). Auch manche Bäume haben keine vegetative Vermehrungsweise und sind daher ausschliesslich auf Samen angewiesen, welche sie in Menge erzeugen. Dies gilt insbesondere von den Koniferen. Und auch jene Bäume, welche Adventivtriebe aus den Wurzeln hervorbringen, können sich durch dieselben nicht in genügender Weise vermehren, weshalb sie reichlich blühen und fruktifizieren. Es ist eine bemerkenswerte Erscheinung, dass wir an den Bäumen niemals Knollen, Zwiebeln oder sonstige Vermehrungssprosse und Knospen vorfinden, welche wir so häufig bei den perennierenden Pflanzen sehen. Die Gärtner vermehren zwar durch Propfen und Okulierung Obst- und Zierbäume, allein in der Natur erfolgt so etwas spontan nicht, wenn wir die, bei den Weiden bekannten Fälle nicht in Rechnung ziehen. Die auf solche Weise vegetativ vermehrten und in unzähligen Generationen erhaltenen Rassen verlieren einige Charaktermerkmale der ursprünglichen Pflanze und nehmen andere Merkmale an, was allgemein bekannt ist. Wenn wir aber einen derart veredelten Baum aus dem Samen aufkeimen und zur vollständigen Entwicklung gelangen

lassen, so kehrt er neuerdings zu seiner ursprünglichen Gestalt zurück, was bei einem wiederholten Versuche noch mehr in die Augen springt. Es ist auch bekannt, dass die veredelten Kulturbäume und Sträucher (was auch von der Weinrebe gilt) zu Krankheiten geneigter sind als wilde Rassen. Sie ertragen auch ungünstige (namentlich klimatische) Lebensbedingungen viel schlechter als die ursprüngliche Rasse. Aus all' dem müssen wir den Schluss ziehen, dass die veredelten Kulturbäume und -sträucher in phylogenetischer Beziehung nicht vorwärts, sondern zurückgeschritten sind — sie sind weniger vollkommen, als die wilde Rasse. Diese Unvollkommenheit offenbart sich auch darin, dass sie weniger geeignet werden, eine Menge von keimfähigen Samen zu produzieren, was manchmal so weit geht, dass sie überhaupt gar keine Samen mehr erzeugen.

Wir haben schon früher auf das Faktum aufmerksam gemacht, dass sämtliche Koniferen zu den Holzgewächsen gehören und dass wir uns nicht einmal annähernd vorstellen können, wie ihre krautartigen Vorgänger ausgesehen haben mochten. Diese Entwicklung konnte auch direkt aus einjährigen, krautartigen Formen geschehen, worauf meiner Ansicht nach der absolute Mangel vegetativer Vermehrung, die Pfahlwurzel und die Vermehrung durch Samen hinzuweisen scheint. In der xerophilen australischen Flora gibt es genug solcher Pflanzentypen, welche sich direkt aus einjährigen Pflanzen in holzige Typen — ja in stattliche Bäume — verwandeln. Als Beispiel führen wir das *Leptospermum crassipes* Lehm. (Fig. 425) an, welches wir bereits auf S. 674 beschrieben haben. Wir kennen allerdings heute die biologischen Bedingungen nicht, unter denen sich ein- und zweijährige Pflanzen direkt in baumartige Typen verwandelten. Vielleicht könnte uns das Studium der genannten australischen Flora in dieser Beziehung einige Aufklärung bieten. Es fällt uns da ein besonderer Umstand ein. So wie in der australischen Flora, finden wir auch in der mittleren und älteren Kreideformation zahlreiche Vertreter der Familien der *Myrtaceen* und *Proteaceen* in Typen, welche den australischen ähnlich sind und gleichzeitig mit diesen lebten noch sehr viele Koniferen, die sich in der Übergangszeit des Jura in reichster Entwicklung befanden. Es ist nun nicht ausgeschlossen, dass die Entstehung und Entwicklung der Koniferen in der mesozoischen Zeit wahrscheinlich unter gleichen Bedingungen erfolgte, wie solche jetzt in den trockenen Regionen Australiens herrschen.

Darnach finden wir also, dass die baumartigen Typen der Pflanzen auf zweierlei Art entstanden und entstehen: teilweise aus Kräutern, welche als ausdauernd schon längst auf der Erde gelebt und sich vegetativ vermehrt haben und zwar in der Weise, dass sie durch ungestörte Entwicklung allmählich holzig wurden, teilweise aus einjährigen Pflanzen derart, dass die Achsen sich mit Meristem versahen, welches regelmässig Holzschichten anzusetzen begann. Diese »Verholzung« einjähriger Pflanzen scheint ein trockenes und warmes Klima vorauszusetzen, also etwas ähnliches, wie die Verdornung und das Holzigwerden verschiedener Pflanzen in trockenen Wüsten.

Die vegetative Vermehrung der ausdauernden Pflanzen ist von mehrerlei Beschaffenheit. Die gewöhnlichste Kategorie ist jene, durch welche sich die Pflanze bloss alljährlich vegetativ vermehrt. Das sind die verschiedenen Knollen, Zwiebeln, Rhizome, Ausläufer, Innovationsknospen, grundständigen beblätterten Rosetten u. s. w. Zahlreiche, hieher gehörige Beispiele haben wir bereits in den vorangehenden Kapiteln angeführt. Solche Pflanzen blühen und fruktifizieren gewöhnlich auch reichlich, was ganz natürlich ist, denn durch die vegetative Erneuerung wächst und erstarkt bloss der Stock oder vermehrt sich die Pflanze lediglich auf ihrem Standorte, während sie in ihre weitere Umgebung nur durch Samen zu gelangen vermag. Manchmal freilich okkupiert die Pflanze ihre Umgebung sehr rasch, so dass sie in einigen Jahren auch ausgedehnte Flächen bedecken kann (Fragaria, Triticum repens, Circaea intermedia, Cerastium arvense, Potentilla anserina u. a. m.).

Eine andere Art der vegetativen Vermehrung ist die Bildung abfallender Winterknospen bei den Wasserpflanzen (hibernacula). Am auffallendsten ist diese Erscheinung bei der allgemein bekannten Art *Hydrocharis Morsus ranae*, wo an dem Ende der dünnen, blattlosen Ausläufer der heurigen, am Wasser schwimmenden Pflanze sich in Schuppen eingehüllte, kegelförmige, ziemlich grosse Knospen bilden, welche sich auf den Winter an der Basis von dem Ausläufer trennen und auf den Boden des Wassers fallen. Im Frühjahr schwimmen sie wieder auf die Oberfläche des Wassers hinauf und wachsen dann zu einer beblätterten und blühenden Pflanze heran.

Ähnlich verhalten sich manche Arten der Gattung *Potamogeton* (P. crispus, pusillus u. a.), welche im Herbste am Ende der Stengel sich zu einer beblätterten, grossen Knospe (einem kurzgliederigen, kleinen Zweig) verdicken, welche den Winter über ausruht und im Frühjahre wieder zu einer neuen Pflanze aufwächst. Auch *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Hottonia* u. a. Wasserpflanzen bilden im Herbste Knospen für das nächste Jahr.

In noch höherem Masse findet man das Zerfallen der Pflanze in Winterknospen bei der, das Meer bewohnenden Pflanze *Cymodocea antarctica* Endl. (Potamogetonac.), wo sich im Herbst ganze Zweige abgliedern, so dass eigentlich die ganze Pflanze in Teile zerfällt. Diese Zweige sind an der Basis mit einem kammförmig gestalteten Niederblatt versehen, welches den im Wasser schwimmenden Teilen als Anker zur Anheftung am Meeresgrunde dient.

Auch verschiedene Arten der Gattung *Lemna* und ihrer Verwandtschaft vermehren sich vegetativ durch Abteilung von Gliedern von den Muttergliedern und zwar in so erstaunlicher Menge, dass sie imstande sind, in kurzer Zeit einen ganzen Teich anzufüllen und die übrige Vegetation zu verdrängen. Diese Glieder überwintern auch in geschützten Winkeln des Ufers, um dann im Frühjahre neuerdings in das Vegetationsstadium zu treten. Diese energische vegetative Vermehrung der Lemna ist wiederum

in Verbindung mit der Sterilität dieser Pflanze, denn sie blühen und fruktifizieren (wenigstens in den gemässigten Zonen) nur selten.

Eine gleichartige biologische Bedeutung hat die berüchtigte *Elodea canadensis*, welche sich in jedem Gewässer auf Kosten der anderen Vegetation in ungeheuerer Menge vegetativ vermehrt. Jeder noch so unbedeutende Bruchteil dieser Pflanze genügt zur Produzierung eines neuen Individuums, so dass der Boden des betreffenden Gewässers bald von lauter Elodea bedeckt wird. Deshalb hat sich diese ursprünglich nordamerikanische Pflanzenart mit Hilfe der Wasservögel und der Fische, durch Überschwemmungen etc. bald über ganz Europa und Asien in solcher Menge verbreitet, dass sie dort bereits vollkommen einheimisch geworden ist. Samen kann sie überhaupt nicht hervorbringen, weil sie bei uns nur in weiblichem Geschlecht vorkommt. Auf warmen Standorten blüht sie aber reichlich. In Schottland wurde auch die männliche Pflanze beobachtet. Ursprünglich erschien sie in den Jahren 1836—1847 in Irland, Schottland und England und erlangte sie hier bald eine so grosse Verbreitung, dass sie selbst der Schiffahrt hinderlich wurde. Von dort übersprang sie auf den Kontinent, den sie jetzt vollends besetzt hat. In Böhmen z. B. war sie noch im J. 1877 eine grosse Seltenheit, heute gibt es in diesem Lande vielleicht keine Gegend mehr, wo sie fehlen würde. Es ist nicht zu zweifeln, dass sie bei den jetzigen Komunikationen bald zu einem Kosmopoliten werden wird.

Die Abteilung und Zerfallung in Knospen und Glieder kommt auch bei den landbewohnenden Perennen vor. Ein hübsches Beispiel haben wir in dieser Beziehung an dem gemeinen Felsenbewohner *Sempervivum*, in welcher Art immer. Diese Pflanze trägt aus fleischigen Blättern zusammengesetzte, kugelige Rosetten, welche gewöhnlich ganze Gruppen auf Felsenvorsprüngen bilden. Aus den Blattachseln treibt sie dünne, fadenförmige Ausläufer, welche am Ende abermals eine Blattrosette tragen. Später vertrocknet und stirbt der fadenförmige Ausläufer ab, die Rosette am Ende desselben wird frei und der Wind verträgt sie auf andere Felsenpartien, wo sie sich sodann festsetzt und bewurzelt. Manche wurzeln sich gleich an ihrem Standorte ein und so entstehen ganze Kolonien von Rosetten. Die schon oben (S. 670) erwähnte *Kleinia articulata* Haw. (Compos. Kap) besitzt fleischig verdickte Zweige, welche nach dem Abfallen der Blätter leicht abbrechen und dann längere Zeit auf dem Standorte liegen bleiben, bis sie sich zur Zeit der Vegetationserneuerung bewurzeln und zu einer neuen Pflanze aufwachsen. Etwas ähnliches kann man auch an der kaktusartigen *Stapelia* beobachten, welche nach dem Abblühen und Reifwerden der Frucht an der Basis samt der Wurzel abstirbt und zerfällt. So ruht sie einige Zeit, bis sie zur Zeit der Vegetationserneuerung neuerdings an der Basis Wurzeln treibt und weiter wächst. So zerfallen auch einige Kaktusarten aus den Gattungen *Epiphyllum* und *Phyllocactus* in einzelne Glieder, welche sich dann bewurzeln und zu neuen Individuen auf-

Fig. 441. **Mamillaria placostigma** (1), **Mam. gracilis** (2), die mit hakenförmigen Borsten versehenen, kugeligen Seitensprosse fallen ab und dienen zur vegetativen Vermehrung. (Kerner, Pflanzenleb.)

wachsen. *Cereus grandiflorus* Mill. und *C. nyctigalus* Luk. haben lange, zylindrische Zweige, welche nach dem Abblühen ebenfalls abfallen, einige Zeit ruhen, dann aber längs des Zweigs zahlreiche Wurzeln treiben und aus dem Gipfel weiter wachsen. Durch eine besonders beachtenswerte Vermehrungsweise sind aber die mexikanischen Gebirgsformen *Mamillaria placostigma* und *M. gracilis* (Fig. 441) ausgezeichnet, welche zahlreiche, kugelige Seitenzweige besitzen, an denen an Höckern scharfe Stacheln sitzen. Der mittlere Stachel an jedem Höcker ist am Ende hakenförmig umgebogen. Die kugelförmigen Zweige fallen leicht ab, wälzen sich längere Zeit auf dem trockenen Boden, bis sie von irgendwelchen Vierfüsslern auf ihrem Haar auf andere Standorte weggetragen werden, wo sie dann in der Vegetationsperiode zu neuen Individuen aufwachsen.

Auch einige Arten der Gattungen *Begonia*, *Vitis* und *Cissus* zerfallen in Glieder, welche dann aus den Seitenknospen herauswachsen. In dieser Beziehung ist *Cissus gongyloides* Planch. (Südamerika) bekannt, welcher sich durch einen breitgeflügelten, rankenden Stengel auszeichnet. Er wird häufig in Glashäusern kultiviert Diese Pflanze bildet auf den Winter am Ende des Stengels 3—4 knollig verdickte Glieder, welche zerfallen und im Frühjahr aus den Knospen zu einer neuen, rankenden Pflanze aufwachsen.

Eine besondere Kategorie der vegetativen Vermehrung bilden solche Pflanzen, welche eine Menge von leicht abfallenden Knollen oder Zwiebelchen als Ersatz für die verkümmerten oder überhaupt nicht

zur Entwicklung gelangten Blüten bilden. Die Pflanze verliert auf diese Weise die Fähigkeit Samen zu bilden oder sich geschlechtlich zu vermehren. Eine bekannte Erscheinung sind in dieser Beziehung einige Arten der Gattung *Allium* (A. oleraceum, Scorodoprasum, vineale, carinatum), welche in der Blütendolde statt der Blüten kleine Zwiebeln bilden, welche nach dem Abblühen leicht abfallen und wie Samen auf dem Standorte keimen. Die Blüten in der Dolde entwickeln sich nur sehr vereinzelnt und von ihnen reift wieder nur ein Teil zu Kapseln heran. Ja, bei *A. vineale* geht die Sache so weit, dass an der Pflanze überhaupt keine Blüten zur Ausbildung gelangen, so insbesondere auf einigen Standorten (z. B. zwischen dem Getreide). Demgegenüber bildet eine Rasse derselben Art, *Allium vineale var. Kochii* Richter, welches auf Dünen in Meklenburg, Dänemark und Schweden vorkommt, lauter Blüten und fast gar keine Zwiebelchen. *A. pulchellum* Don und *A. carinatum* L. sind zwei Arten, welche zwar auf derselben geographischen Area verbreitet sind, aber dennoch überwiegt in einer Gegend diese und in der anderen jene Rasse. Einige Autoren (Koch, Kerner, Hausmann) vermuten, dass beide nur eine einzige Art darstellen, welche einmal in der Dolde Zwiebelchen und fast keine Blüten, ein andermal lauter Blüten ohne Zwiebeln bildet. Ich habe beide Formen in der Natur öfters beobachtet und muss gestehen, dass ich an ihnen keinen spezifischen Unterschied gefunden habe. Es sind dies bloss biologische Arten.

Eine nicht minder interessante biologische Historie kehrt ebenfalls bei der Gattung *Gagea* wieder. Hier entwickeln sich nicht selten anstatt der Blüten kleine, abfallende Zwiebeln zwischen den grundständigen Blättern an einem kurzen Schaft. Sie bilden eine dichte, eiförmige Ähre. So bei *G. arvensis*, *G. bohemica*, *G. saxatilis* u. a. Die in Böhmen vorkommende *G. bohemica* Zauschn. blüht zwar, wie ich an verschiedenen Standorten (im J. 1887) konstatiert habe, in manchen Jahren reichlich und zeitig im Frühling (im März), aber die Mehrzahl der Exemplare bleibt steril und produziert die eben beschriebenen kleinen Zwiebeln in den Ähren, vermittelst welcher sie sich dann vegetativ vermehrt. Diese vegetative Vermehrung ist so ausgiebig, dass die *Gagea bohemica* sodann als dichter, grüner, aus lauter fadenförmigen, grundständigen Blättern zusammengesetzter Rasen erscheint. Auch dann, wenn die Blüten bei sonnigem Wetter abblühen und von Insekten besucht werden, gelangen sie niemals zur Fruktifizierung, so dass in Böhmen die gesamte *G. bohemica* steril bleibt. Was der Grund dieser absoluten Sterilität wäre, vermag ich nicht anzugeben, ich glaube jedoch, dass sie mit dem frühzeitigen Aufblühen zu einer Zeit zusammenhängen dürfte, wo gewöhnlich auch die Blüten noch verschneien und manchmal 2—3 Wochen vom Schnee bedeckt sind. Es ist das etwas ähnliches, wie bei den Pflanzen des Hochgebirgs und der Polargegenden. Demgegenüber ist es von Wichtigkeit, dass im südlicheren Europa *G. bohemica* faktisch zur Fruktifizierung gelangt und Samen hervorbringt.

Ranunculus Ficaria (S. 300) bringt es in Mitteleuropa nur selten wo zur Fruchtreife und vermehrt sich hauptsächlich nur durch Stengel- und unterirdische Knöllchen. Im Süden Europas fruchtet er aber regelmässig. *Polygonum viviparum*, welches auf den Hochgebirgen Europas und Asiens sowie in borealen Gegenden heimisch ist, vermehrt sich gleichfalls nur ungeschlechtlich mit Hilfe von kleinen Knöllchen, die sich statt der Blüten in der Blütenähre entwickeln. Bekannt ist in dieser Beziehung auch die, bei uns im Frühling auf trockenen Hügeln und Rainen verbreitete *Poa bulbosa*. Dieses Gras entwickelt nur in manchen Gegenden und unter gewissen Verhältnissen Blüten und fruchtbare Rispen, in anderen Gegenden trägt es aber in der Rispe lauter Zwiebelchen, welche dem Blütenstande eine eigentümliche Tracht verleihen. Diese Zwiebelchen fallen zur Zeit der Reife ab und sind wie die Caryopsen der Vermehrung dienstbar. In einigen Alpengegenden verhalten sich *Poa alpina*, *Aira caespitosa* u. a. ebenso.

Wenn wir alle die hier angeführten Beispiele vergleichen, so gelangen wir zu der Erkenntnis, dass es sich durchweg um Alpen- oder Frühjahrspflanzen in gemässigten Ländern handelt, welche infolge des ungünstigen Einflusses des rauhen Frühjahrs- oder Gebirgsklimas die Möglichkeit und später die Fähigkeit verloren haben, Früchte zu produzieren und sich deshalb mit ungeschlechtlicher Vermehrung versehen haben. Andere Pflanzen von derselben Lebensweise verhalten sich wahrscheinlich mehr oder weniger ähnlich.

Warum die oberwähnten *Allia* die Geschlechtlichkeit verloren haben, ist uns bisher nicht klar. Solcher Pflanzen aber, welche auch in warmen Ländern durch ungeschlechtliche Zwiebelchen oder Knöllchen sich vermehren, gibt es noch mehrere. Wir führen z. B. *Begonia gemmipara* Hook. (Himalaja) an, welche Knöllchen in dichten Büscheln entwickeln, die dann zerfallen, oder *Fourcroya gigantea* Vent. (Mexiko), die nach dem Abblühen eine Menge von abfallenden Achselknospen hervorbringt.

Eine recht ausgiebige vegetative Vermehrungsweise findet in den Adventivwurzelknospen verschiedener Pflanzen statt, worüber wir bereits in dem vorangehenden Kapitel gesprochen haben. Die Vermehrung solcher Pflanzen auf dem Standorte ist manchmal geradezu überraschend, denn sie occupieren in kurzer Zeit die ganze Umgebung, indem sie jede andere Pflanzenart verdrängen und ersticken. Die Folge davon ist die, dass derartige expansive Pflanzen sich in der ganzen Gegend allein vermehren, während die gewähltere Vegetation zugrunde geht. Es ist dies der natürliche Kampf um die Existenz in der Pflanzenwelt und das Resultat dieses Kampfs zeigt sich in dem Zurückweichen der mit geringerer Fruchtbarkeit und schwächerer Lebenskraft ausgestatteten Arten. Wer Gelegenheit hat, einige Jahre hindurch die Flora mancher Standorte zu beobachten, könnte eine Geschichte der Veränderungen einer solchen Flora nur infolge des lokalen Kampfes ums Dasein schreiben. Es ist eine Folge dieses Kampfes,

dass das Bild der Flora verschiedener Gegenden auch ohne das Eingreifen der Menschenhand veränderlich ist.

Beachtenswert ist der Umstand, dass die mit Hilfe von Wurzeln sich vermehrenden Pflanzen gleichzeitig auch reichlich blühen und keimfähige Samen hervorbringen, wodurch ihre Vermehrung sich nur noch intensiver gestaltet. Beispiele aus der einheimischen Flora haben wir genug: *Anemone silvestris*, *Taraxacum officinale*, *Linaria vulgaris*, *Rubus Idaeus*, *Cirsium arvense*, *Inula Britannica*, *Rumex Acetosella*, *Coronilla varia* u. a. Und wenn wir uns noch die Expansivität anderer Arten vermittelst weithin kriechender Rhizome in Erinnerung bringen, wie z. B. *Tussilago Farfara*, *Sonchus arvensis*, *Scutellaria galericulata*, *Triticum repens*, *Convolvulus arvensis*, *Sambucus Ebulus*, *Campanula rapunculoides*, *Epilobium angustifolium*, so haben wir das Bild der schädlichsten Unkräuter unserer Feld- und Gartenkulturen vor uns.

Ein grosses Mühsal verursachen auch die einjährigen Unkräuter, welche sich durch Samen vermehren (Capsella bursa pastoris, Sinapis arvensis, Senecio vulgaris, Raphanistrum arvense, Agrostemma Githago, Agrostis Spica venti, Chenopodium album, Poa annua, Sonchus laevis u. a.), aber diese können doch durch rechtzeitige Entfernung aus den Kulturen bald vertilgt werden. Die obengenannten, ausdauernden Unkräuter werden aber fast unausrottbar, teils deshalb, weil sie mit ihren Wurzeln und Rhizomen den Boden nach allen Richtungen hin durchdringen, teils aus dem Grunde, weil ein noch so geringer Bruchteil der Wurzel oder des Rhizoms hinreicht, damit aus demselben in kurzer Zeit neue, oberirdische Stengel und unzählige unter der Erde wuchernde Rhizom- und Wurzelzweige aufwachsen.*)

In den Tropen ist die Vermehrung der Unkräuter im Kulturboden in noch viel höherem Masse verderblich und die Bewegung der Pflanzenarten auf den Standorten noch interessanter als in unseren gemässigten Zonen.

Der Existenzkampf der Kräuter um den Boden lässt sich auch bei den, die Wälder und Dickichte bildenden Bäumen und Sträuchern beobachten. Auch hier kann man (im Naturzustande) Arten verfolgen, welche unter gewissen Umständen die Oberhand über die anderen gewinnen, bis schliesslich ein dichter Stammwald aufwächst, dessen Kronwölbungen sich siegreich über die bodenständige Vegetation erheben, wenn eine solche sich überhaupt noch zu entwickeln vermag (der feuchte Tropenwald, unsere Fichtenwälder).

---

*) Diese Unkrautfrage ist bei Anlegung geographischer Gruppen in den botanischen Gärten ein sehr empfindliches Moment.

E) Die Trichome.

Die Trichome oder Haargebilde sind Auswüchse aus dem Gewebe der Oberfläche an den verschiedensten Teilen der Pflanze. Sie sind in der Regel von beschränktem Wachstum, zeigen grösstenteils kleine Dimensionen und eine unregelmässige Anordnung an der Pflanze. Ihre Gestalt ist sehr mannigfaltig, am häufigsten erscheinen sie als Haare, Schuppen, Stacheln oder gestielte und ungestielte Drüsen.

Die Trichome entstehen an allen möglichen Organen der Pflanze, indem sie eben dem biologischen Bedürfnisse des betreffenden Organes entsprechen. An den Wurzeln haben sie durchweg die Gestalt einzelliger Härchen, welche zum Aufsaugen der gelösten Stoffe aus dem Substrat bestimmt sind, wie schon auf S. 382 dargelegt worden ist. Auf den vegetativen Teilen (Blättern, Stengeln) sind sie eine gewöhnliche Erscheinung, indem sie oft eine Bekleidung der Pflanze auf die Art des Pelzes oder der Federn bei den Tieren bilden. Auch in den Blütenständen und Kelchen kommen sie häufig vor, namentlich in Drüsenform. Auch in den Corollen und auf den Staubgefässen sind sie vorhanden, obzwar seltener. Auf den Fruchtknoten, insbesondere aber auf den reifenden Früchten sind sie in mannigfaltigster Gestaltung sehr häufig ausgebildet, indem sie hier auch als Organe zur Verbreitung der Früchte dienen. Dasselbe gilt von den Samen.

Manche Botaniker (z. B. Sachs) wollten Trichome und Emergenzen unterscheiden, je nachdem, aus welchem Gewebe sie sich bilden.*) Die Trichome hätten lediglich aus den Zellen der Epidermis, die Emergenzen dagegen aus den Zellen des Rindenparenchyms entstehen sollen. Aber dieser (anatomische) Unterschied kann in morphologischem Sinne nicht durchgeführt werden, weil die Epidermistrichome nicht selten an einem und demselben Organe der Pflanze sich allmählich in stattliche Emergenzen verwandeln, so dass zwischen beiden keine festen Grenzen gezogen werden können. Im allereinfachsten Falle wölbt sich eine einzige Epidermiszelle auf die Oberfläche. Weiterhin kann sich diese Zelle zu einem einfachen oder gelappten Haare verlängern (die Papillen an der Krone der Viola tricolor, die Papillen an den Narben, die Blasenhaare der Gattung Mesembryanthemum u. a.). Eine weitere Stufe beruht darauf, dass sich eine haarförmige Zelle durch eine Querwand von der Epidermiszelle abtrennt, obzwar diese selbst einfach bleibt (Beispiele hiefür gibt es in

*) Čelakovský hat für diese beiden Kategorien die Bezeichnung Epiblastem und später Metablastem eingeführt. Die erstere ist aber von Hanstein schon für einen anderen morphologischen Begriff eingeführt worden. Ich betrachte aber beide Bezeichnungen als überflüssig, da wir alle Fälle mit dem Terminus »Trichom« bezeichnen können.

Unzahl). Zum Schlusse teilt sich die abgetrennte Haarzelle durch Transversal-, dann auch durch Längswände in einen mehrzelligen Körper.

Die Stacheln und verschiedenartigen Emergenzen sind häufig stattlichere, vielzellige und gewöhnlich aus den tieferen Schichten unter der Epidermis entstehende Gebilde (Rosa, verschiedene Palmen, Mimosa, Acacia, Caesalpinia u. s. w.). Ja, es geschieht sogar, dass auch in einen Stachel oder in ein Haar ein einfacher oder zusammengesetzter Gefässbündelstrang hineintreten kann. In die empfindlichen Tentakel an den Blättern der *Drosera* treten aus dem inneren Blattgewebe tracheidische Zellenstreifen, welche insbesondere die kugelige Drüse am Ende innerlich ausfüllen.

Fig. 442. Skelett der Fruchtkapsel von **Datura Stramonium** L. Die Gefässbündel treten in die Stacheln hinein. (Original.)

Beachtenswert sind die Stacheln an den Karpellen der Früchte von *Datura Stramonium* (Fig. 442). Sie sind kegelförmig, fest, aus den tieferen Schichten des Karpellgewebes hervorkommend. In einen jeden derselben tritt ein ganzer Kegel von Gefässbündeln hinein, welche am Ende des Stachels zusammenfliessen. Es scheint hier wirklich, dass die Stacheln keine Trichombeschaffenheit haben, namentlich deshalb, weil sie selbst (wie das ganze Karpell) von dichten, zarten Härchen bewachsen sind. Aber wir finden Übergänge, wo diese mächtigen Stacheln dünner werden und bloss ein einziges Gefässbündel besitzen, bis sie sich schliesslich in weiche, schwache Stacheln verwandeln, in welche überhaupt kein Gefässbündel hineintritt. Auch in die Stacheln an den Früchten von *Aesculus Hippocastanum* treten Gefässbündel hinein (Uhlworm, Delbrouck).

Die Form und Zusammensetzung der Trichome richtet sich nach dem Zwecke, dem sie dienlich sind. In den allermeisten Fällen verrichten sie die Funktion von Überzügen, indem sie der ganzen Pflanze nicht selten die Bekleidung liefern und ihr einen eigenen Habitus verleihen. In einem solchen Falle haben sie die Form der mannigfaltigsten Haare, von Filz oder Schuppen. Die Haare zeigen sich dann als einfache Fäden oder als verzweigte Sträuchlein, welche wie ein Pelz die ganzen Blätter und Stengel bedecken. Wir erinnern in dieser Beziehung an die Blätter von *Verbascum pannosum*, *V. Thapsus*, *Filago arvensis*, *Leontopodium alpinum*, *Inula candida*, *Diotis candidissima*, *Espeletia grandiflora* u. a.

Manchmal sind bloss einige Organe in Filz und Haare eingehüllt, so namentlich die jungen Knospen, die junge Inflorescenz und die Früchte. Manche Familien sind überhaupt durch reichliche Trichome auf der Oberfläche der ganzen Pflanze charakterisiert. So z. B. die Familie der *Boraginaceen*, wo die Trichome gleichsam ein konstantes Merkmal bilden. Eine Ausnahme macht hier nur die Gattung *Cerinthe* und *Heliotropium curas-*

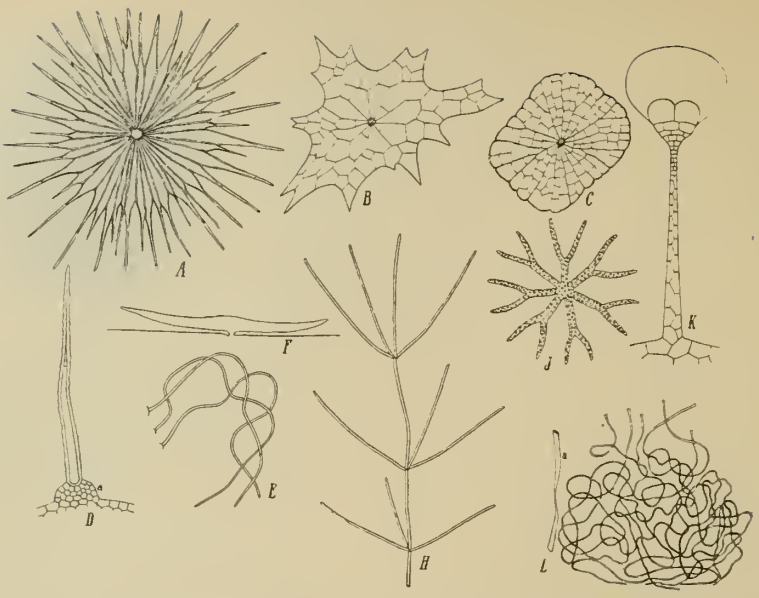


Fig. 443. Beispiele von Haarbildungen. A) **Elaeagnus angustifolia** L., B) **Xolisma fruticosa** Nush., C) **Lyonia calyculata** Rchb., D) **Anchusa officinalis** L., a) höckerförmige Ansatzstelle des Haares, E) **Eriobotrya japonica** Ldl., F) **Cheiranthus Cheiri** L., H) **Verbascum phlomoides** L., I) **Alyssum montanum** L., K) **Calendula officinalis** L., L) **Onorpodon Acanthium** L., a) ein vergr. zusammengedrücktes Haar. (Original.)

savica. Aber auch hier (namentlich bei Cerinthe) kann man wenigstens an den grundständigen Blättern Höcker bemerken, an denen die groben Borsten abortierten. Auch in anderen Familien ist die Trichombekleidung ein fast konstantes Merkmal (Proteaceae, Thymeleaceae u. a.).

Die Form der Haare an den Pflanzen ist unendlich mannigfaltig. Häufig sind es nur einfache, aus der Epidermiszelle durch Verlängerung entstandene Zellen, welche mehr oder weniger senkrecht auf der Oberfläche des Organs sitzen oder auch der Oberfläche anliegen (Fig. 443, Anchusa). Eine solche Zelle kann sich auch bedeutend verlängern, so dass sie einen Faden bildet, welcher sich mit den benachbarten zu einem Filz verflicht (Fig. 443, Eriobotrya). Dies kann so weit gehen, dass diese Fäden wie ein Spinngewebe sich zu einem weichen Filz verflechten (Fig. 443, Onopordon). Die Haarzelle kann sich aber auch lappig verzweigen, bis sie eine gabelige oder sternförmige Gestalt bekommt (Alyssum, Deutzia, Fig. 443). Eine besondere und häufig vorkommende Gestalt stellt uns die Fig. 443, *F* vor (Cheiranthus), wo die Haarzelle in der Mitte auf der Epidermis aufsitzt und der Länge nach an die Oberfläche der Pflanze angedrückt ist. Ganze Gattungen und Familien pflegen durch eine derartige Bekleidung charakterisiert zu sein (viele Cruciferen, Proteaceen, Malpighiaceen u. a.). Die Oberfläche der Pflanze scheint in einem solchen Falle nicht einmal behaart, sondern nur grau und rauh zu sein. Die Haare

können sich auch gabelig teilen, bis sie die Gestalt von Gabeln, Bäumchen etc. erhalten, wobei die einzelnen Zweige selbständige Zellen sind, so bei Verbascum (Fig. 443, *H*). Auch die fadenförmigen Haare können mehrzellig sein.

Eine ungewöhnliche Erscheinung sind die Schuppenhaare. Sie sitzen mit einem sehr kurzen Ansatz auf der Oberfläche der Pflanze und fallen oft leicht ab. Es sind dies einschichtig-mehrzellige Tafeln, welche am Rande ganz oder auch strahlig gelappt sind. Makroskopisch erscheint das mit solchen Schuppen bedeckte Blatt silberglänzend oder rostrot. Derartige Haare kommen abermals in verschiedenen Familien und Gattungen (Vacciniaceen, Elaeagnaceen, Croton, Combretum, Capparidaceen — Fig. 443) vor. Manchmal geschieht es, dass auch zwei Tafeln obereinander auf einem Ansatz befestigt sind (Breynia u. a.).

Eine besondere Kategorie der Trichome bilden verschiedene Drüsenhaare. Die Einrichtung und Funktion dieser Trichome ist abermals sehr mannigfaltig. Es sind dies wieder bald einfache haarförmige Zellen, bald mehrzellige Haare, bald schüssel- oder warzenförmige, kugelige Gebilde. Alle haben den Zweck, verschiedene Sekrete auszuscheiden: ätherische Öle, Harze, Gummi u. s. w. In ihrer allereinfachsten Form ist es eine Haarzelle, welche am Ende keulenförmig verdickt ist und das Sekret ausscheidet. Häufiger aber teilt sich am Ende des Haars eine kugelige Zelle oder mehrzellige kleine Kugel ab, aus welcher sich das Sekret ausscheidet und zwar entweder direkt an der Oberfläche der Zellen oder zwischen den Zellwänden, von wo dann eine Kugel nach aussen hervortritt, welche die Cuticula emporhebt und einen durchscheinenden, mit einer zarten Cuticula überzogenen Tropfen am Ende des Drüsenhaars bildet (Fig. 443, *K*). Die Drüsen des Hopfens (Humulus Lupulus) haben die Form von Schüsselchen, in denen sich das bekannte harzige, Lupulin enthaltende Sekret absondert, mit welchem (in der Form eines, äusserlich von der Cuticula überzogenen Tropfens) auch das Innere des Schüsselchens angefüllt ist.

Es sind wiederum ganze Gattungen und Familien, welche durch die Ausbildung von Drüsen an der ganzen Pflanze charakterisiert sind (z. B. die Labiaten, Myricaceen, Myrsinaceen etc.). Namentlich bei den Labiaten sind kugelige, grosse Drüsen verbreitet, welche in besonderen Grübchen auf der Oberfläche der Blätter und anderer Organe der Epidermis sitzen. Ausserdem aber bilden sie auch noch gestielte Drüsen und gewöhnliche Haare. Am häufigsten finden sich Drüsenhaare in den Blütenständen.

Besondere, kugelige, mehrzellige, auf der Epidermis sitzende Drüsen befinden sich auf den Knospenschuppen unserer und tropischer Bäume. Hanstein (Bot. Ztg. 1868) hat sie Colleteren genannt. So, wie andere Drüsen scheiden sie eine Menge von Harzsubstanz aus, welche dann die ganze Knospe überzieht (Aesculus, Populus, Alnus). Auch an den Ochreen der Gattung *Polygonum* kommen sie vor.

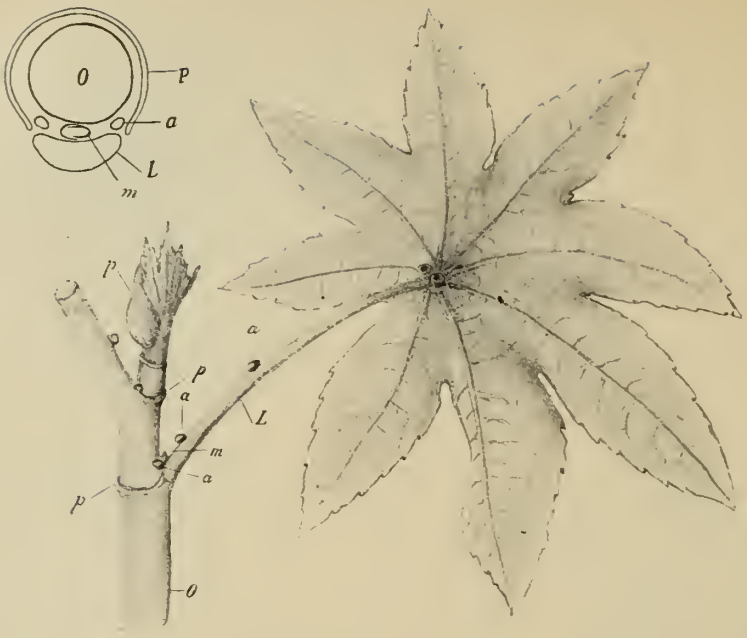


Fig. 444. **Ricinus communis**; O) Stengel, L) Blattstiel p) scheidiges Nebenblatt, m) Achselknospe, a) Drüsen. (Original.)

Fig. 445. Zwei grosse Drüsen am Blatte des **Malotus japonicus** Mll. (Original.)

Zu den Trichomdrüsen müssen auch die grossen, makroskopischen, warzen- oder schüsselförmigen Drüsen gezählt werden, welche immer reichlich ein flüssiges Sekret absondern, das von verschiedenen Insekten, namentlich aber von den Ameisen aufgesucht wird. Diese Drüsen dienen gleichzeitig als extraflorale Nektarien. Manchmal scheint es, als ob es bloss Exkretionsorgane wären; leider wurde ihnen bisher von den Biologen wenig Aufmerksamkeit gewidmet. Was die morphologische Seite der Sache anbelangt, so ist es ratsam, bei ihrer Beobachtung vorsichtig zu sein, denn in einigen Fällen sind sie ganz solchen Organen ähnlich, welche aus Blättern, Stipulen und Stipellen entstanden sind. Ein Beispiel haben wir an *Ricinus communis* (Fig. 444). Hier finden wir hinter dem Nebenblatte (*p*) an der Basis

Fig. 446. **Cassia Chamaecrista,** Blatt mit einer grossen Drüse an der Basis. (Original.)

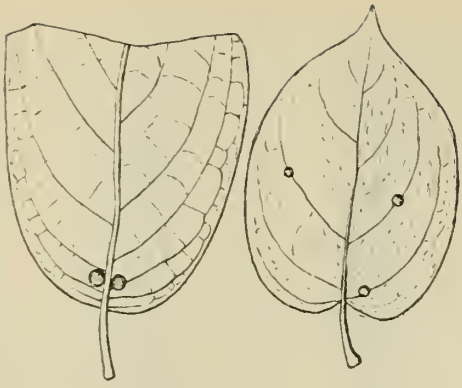


Fig. 447. **Malpighia sp.** (Brasilia), Blätter mit grossen Drüsen an den Nerven. (Original.)

des Blattstiels (L) zwei grosse, knöpfchenähnliche, rosenrote Drüsen, welche fortwährend eine klare Flüssigkeit ausscheiden. Ferner zwei am Blattstiel und zwei (manchmal nur eine, besonders grosse) an der Mündung des Blattstiels in die Spreite. Nach der Lage dieser Drüsen und der Entwicklung der Nebenblätter und des Blatts kann nicht gezweifelt werden, dass es Emergenz- oder Trichomorgane sind,

Ein anderes Beispiel bietet uns Art *Mallotus japonicus* (Euphorb. — Japan — Fig. 445). Hier finden wir zwei grosse, rote Drüsen an der Basis des Seitennervs an der Blattspreite. Auch diese Drüse scheidet reichlich Saft aus, welcher von den Ameisen im Sommer ausgesaugt wird.

Cassia Chamaecrista L. (Fig. 446) zeigt an der Blattstielbasis eine grosse, braune Drüse, welche fortwährend Saft absondert. Die Ameisen sind auch hier fleissige Besucher dieser Drüsen.

Inga Pittieri Mich. (Guatemala) besitzt schüsselförmige, bis 8 *mm* im Durchmesser breite Drüsen, immer je eine an den Blättern, wo die Seitenblättchen aufsitzen. Auch an den Basen der Phyllodien der *Acacien* pflegt eine grosse Drüse zu sitzen.

Grosse Drüsen dieser Art sind besonders in der Familie der *Malpighiaceen* verbreitet. Sie kommen auf den Blättern (Fig. 447) und zwar an der Basis der Hauptrippe oder wo immer an den Seitennerven vor. Bisweilen sitzen sie als Knöpfe an den Kelchblättchen, ja bei *Dinemandra glauca* verlängern sie sich zu mächtigen Fühlern. Es sind dies für diese Pflanzen sicherlich wichtige Organe, denn es treten sogar Gefässbündel in dieselben hinein. Übrigens gehören die Nektardrüsen an den Blattstielen oder am Hauptnerv an der Spreitenbasis der Blätter bei exotischen Bäumen und Sträuchern zu den verbreiteten Erscheinungen (Gaylussacia buxifolia, Heteropteris purpurea, Cinnamonum u. a.).

Fig. 448. Die Trichombildungen bei **Rosa canina** L. (links) und **R. pimpinellifolia** DC. (rechts). (Original.)

Eine grosse Drüse am Ende des linealen Blattes zeigt auch die europaeische *Scheuchzeria*.

Die gewöhnlichen Trichome von haarförmiger Gestalt können sich auch allmählich in harte, starke, gerade oder hakenförmig gebogene Stacheln verwandeln, wie wir dies schön an den Zweigen der Gattungen *Rosa* und *Rubus* sehen (Fig. 448). Ähnliche Stacheln wie bei der G. *Rosa* kommen auch in der verschiedensten Verwandtschaft vor. So sind sie häufig in der Familie der *Caesalpiniaceen* und *Mimosaceen*. Trichomstacheln besitzen auch *Acacia rubiformis* Prsl (Mexiko), *A. Greggii* Gr. (Californ.), *A. riparia* H. B. K. (Portorico). Diese Stacheln ähneln manchmal zur Gänze den Nebenblattdornen in derselben Gattung und die Gegenseitigkeit zwischen beiden ist interessant, denn wenn eine Art Nebenblattdornen besitzt, so trägt sie zuweilen keine Trichomstacheln und umgekehrt. Bei manchen Arten kommen endlich auch Achsendornen vor, so dass wir in einer und derselben Verwandtschaft äusserlich ähnliche Dornen von dreierlei morphologischer Kategorie haben. Auch die Gattung *Mimosa* enthält zahlreiche Arten mit harten Trichomstacheln (M. Habbas Del., M. dysocarpa Bth., M. Ceratonia L., M. pudica L., M. Rubus Prsl, welch' letztere zahlreiche, hakenförmig eingebogene, überaus scharfe Stacheln bloss an den Kanten der Zweige zeigt). Auch die Gattung *Caesalpinia* enthält einige stachelige Arten. Ferner finden wir Stacheln bei der Gattung *Aralia* (A. spinosa, A. chinensis), *Toddalia aculeata* Pers. (Rutac.), allgemein bei der Gattung *Xanthoxylon*, wo sie nicht nur an den Zweigen, sondern auch an den Blättern, zum Vorschein gelangen und manchmal sehr grosse Dimensionen erreichen. Auch bei vielen lianenartigen Pflanzen sieht man Trichomstacheln welche ihnen beim Klettern Dienste verrichten. Auch an den Stämmen und Blättern der Palmen pflegen Trichomstacheln vorzukommen.

Eine eigentümliche Modifikation der Haare erscheint an den Brennpflanzen und zwar besonders in den Familien der *Urticaceen*, *Loasaceen*, *Malpighiaceen* und dann bei einzelnen Gattungen, z. B. bei *Jatropha*,

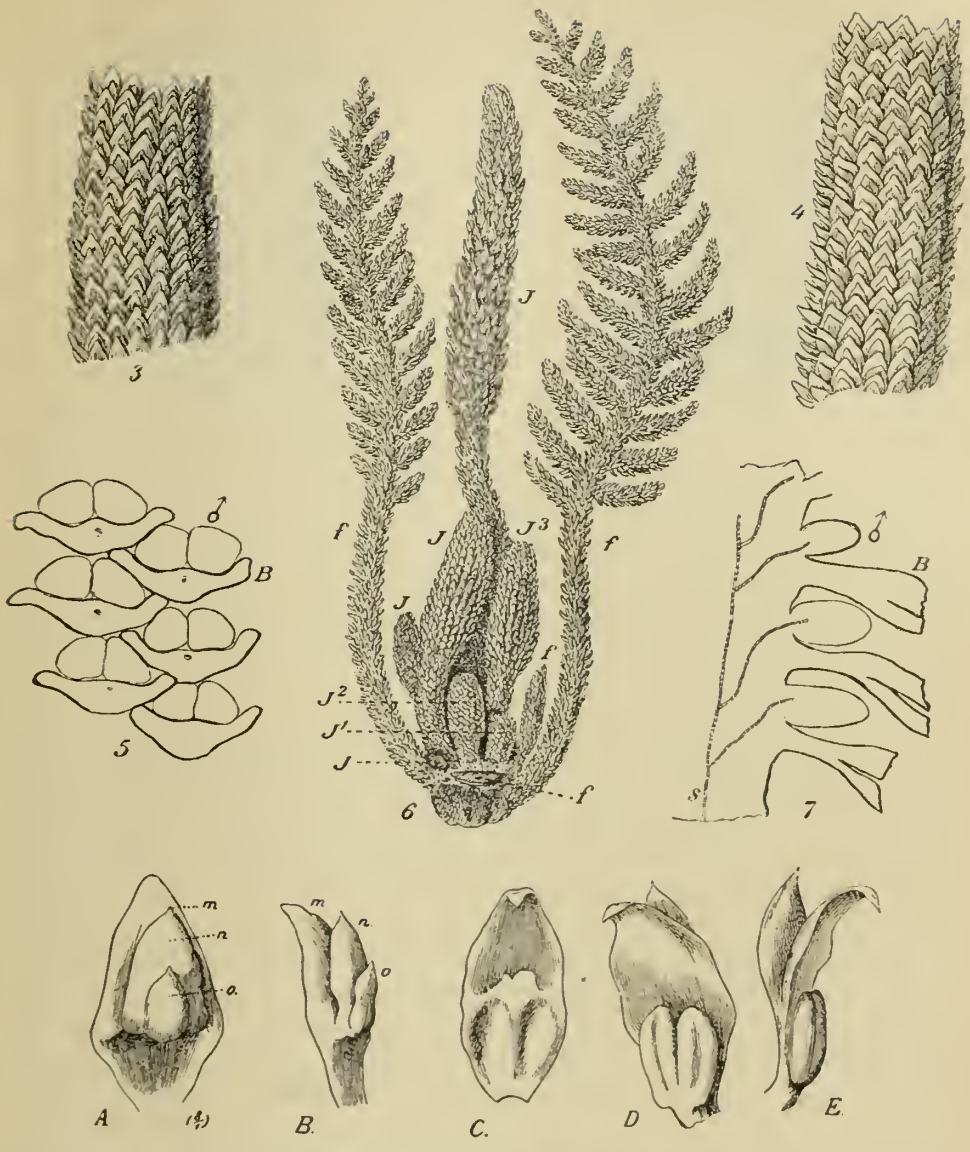


Fig. 449. **Hydrostachys imbricata** Juss., 3, 4) vergr. Partien der männl. Blütenähre 5) tangentialer Längsschnitt durch die männl. Blüten, B) Brakteen, 6) ganze Pflanze f) Blätter, J) Blütenstände, alles mit schuppenförmigen Trichomen bedeckt, 7) radialer Längsschnitt durch die Blütenähre, B) Brakteen. A—E) eine Blüte (ein Staubgefäss) in verschiedener Lage, m) Braktee, n, o) äussere zwei Schuppen. (Nach Warming.)

Wigandia urens u. a. Diese Haare sind an der Basis vielzellig, schliessen aber mit einer flaschenförmigen, sehr fein zugespitzten Zelle ab, welche von einem, Ameisensäure und ein eigentümliches Ferment (Enzym) enthaltenden Saft angefüllt ist. Da die Wände dieser Zelle ungewöhnlich brüchig sind, so bohrt sich die Spitze der Zelle leicht in den Körper der

Tiere ein, wobei infolge des starken Druckes der Inhalt der Zelle in die Wunde hineinspritzt. Dies verursacht heftigen Schmerz und sogar auch Anzeichen von Vergiftung. Wir haben da etwas ähnliches wie die Zähne der Giftschlangen. Die baumartige *Urtica stimulans* auf Java, die indische *U. crenulata* Rxb. und die *U. urentissima* Comm. auf Timor, dann noch einige tropische Arten verursachen den Menschen ziemlich bedenkliche Erkrankungen. Zu dieser Kategorie von Pflanzen gehört auch die in den Glashäusern kultivierte *Laportea gigas*.

Eine spezielle Funktion haben endlich die Digestionsdrüsen bei den insektenfressenden Pflanzen, welche zuerst von Ch. Darwin eingehend beschrieben und erklärt worden sind. Es wurde von ihnen schon oben auf S. 517 Erwähnung getan. Sie stellen verschieden eingerichtete, zumeist an der Basis mit einem Leitgewebe versehene Trichome dar, welche einen peptonhaltigen Saft ausscheiden, vermittelst dessen Insekten, die mit der Drüse in Berührung gelangten, resorbiert und ausgesaugt werden. Der ausgesaugte Insektenstoff wird sodann durch das Leitgewebe des Haares in den Pflanzenkörper abgeleitet. Bei der Gattung *Drosera* sind diese Haare gleichzeitig reizbar und deshalb auch ein Fangapparat.

Wir wollen nun unsere Aufmerksamkeit noch jenen besonderen Trichomgebilden zuwenden, welche von einigen Autoren verschieden erklärt worden sind.

An den Blattstielen einiger Arten der Gattung *Begonia* finden wir grosse (makroskopische) vielzellige Schuppen von unregelmässiger Gestalt, welche am häufigsten zerfranst und geteilt sind und ringförmig um den Blattstiel herum angeordnet zu sein pflegen. Obzwar sie vermöge ihrer Dimensionen auffallend sind, so sind sie dennoch keine Veränderung eines Organs und müssen dieselben deshalb in die Kategorie der Trichome eingereiht werden.

Sehr sonderbare Trichomemergenzen findet man bei einigen Arten der Familie der *Podostemonaceen* (siehe Warming, Monogr.). Die Gattung *Hydrostachys* z. B. besitzt grosse, fiederteilige Blätter (Fig. 449), welche durch den verbreiterten, auch mit einer häutigen Ligula versehenen Blattstiel der sehr verkürzten Achse aufsitzen und einen Stock bilden. Zwischen den Blättern kommen aufrechte, einfache Stengel empor, welche mit einer dichten Ähre kleiner Blüten endigen (J). Die Stengel und Blätter sind von grossen, flachen Schuppen besetzt, welche grün und in mehreren Schichten dicht-kleinzellig sind. Diese Schuppen an den Blättern sehen gerade so aus, wie die Blätter des Laubmooses Fontinalis, welchen das ganze (gleichfalls im Wasser schwimmende) Blatt sehr ähnlich ist. Weil die erwähnten Schuppen auf den Blättern sitzen, so können sie keine andere Bedeutung haben, als Trichomemergenzen, welche in diesem Falle zur Vergrösserung der Assimilationsfläche dienen. Dieselben Schuppen bedecken aber auch die ganze Oberfläche der Blütenstengel (J) und nehmen hier sogar eine deutlich geregelte parastichische Stellung ein! Sie verhalten sich also ganz

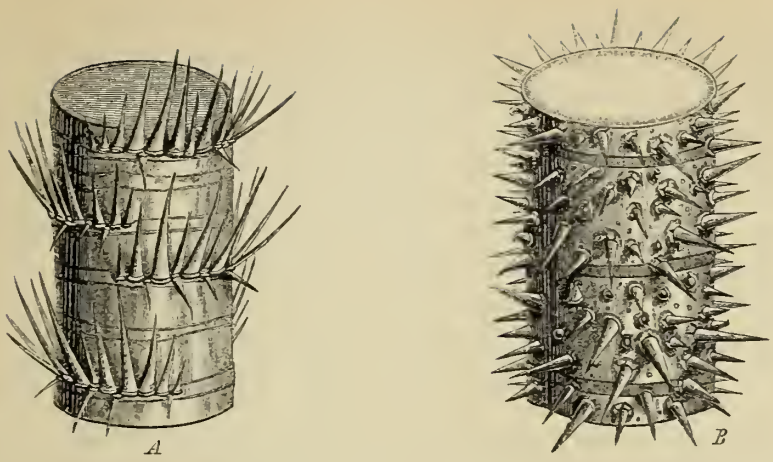


Fig. 450. A) **Astrocaryum aculeatum** mit reihenweise gestellten Stacheln, B) **Mauritia aculeata** mit endogenen Stacheln. (Nach Drude, Engl. Fam.)

ähnlich, wie die Schuppenblätter anderer Pflanzen. Ja sie sind auch hier mit einem Mittelnerv versehen. Die sonderbarsten Verhältnisse finden wir in der Blütenähre (3, 4, 5, 7). Da sitzt z. B. die bloss aus einem einzigen Staubgefäss bestehende männliche Blüte in der Achsel der grösseren Schuppe (Fig. 449, *m*). An dieser Schuppe aber erblicken wir noch eine zweite angewachsen, ja manchmal auch eine dritte Schuppe *(n, o)*. Alle diese Schuppen sind sich, sowohl was ihr Äusseres als auch was ihre anatomischen Verhältnisse anbelangt, ähnlich und dennoch können sie nicht gleichwertig sein. Warming und andere Autoren stellen über diese Sache keine Betrachtungen an, allein aus der Darlegung Warmings und nach getrocknetem Material aus Madagaskar folgere ich, dass sich die Sache so verhält: die grosse Schuppe, hinter welcher das Staubgefäss sitzt, ist eine schuppenartige Bractee *(B, m)*, welche die Blütenähre zusammensetzt; dieser Bractee aber wachsen noch 1—2 Trichomschuppen an, welche auch allmählich auf den Stengel übergehen. Allerdings ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass auch die Schuppe *(m)* Trichombeschaffenheit hat, dass also an der Blütenachse in der Orthostiche 3 Schuppen sitzen.

Merkwürdig geformte Stacheln beschreibt Didrichsen an dem exotischen Baume *Hura crepitans* L. (Euphorbiac. — Fig. 451). Sie kommen an dem Stamme und an den Zweigen zahlreich zum Vorschein, haben eine kegelförmige Gestalt, sind 2—3 *cm* hoch und an der Basis ringsum von einem Kragen umgeben. Diese Stacheln entstehen endogen aus einem eigenartigen Gewebe, welches sich an, lenticellenähnlichen Stel-

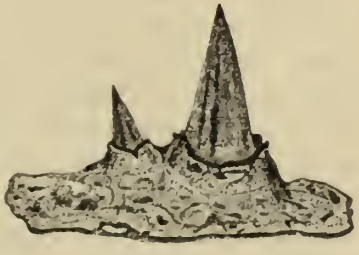


Fig. 451. Stacheln von **Hura crepitans**. (Nach Didrichsen.)

len entwickelt. Wenn sie auf die Oberfläche herauswachsen, so reissen sie die Rinde durch, welche dann den Basalkragen bildet. Der genannte Autor kann selbst nicht entscheiden, ob dieses Organ nicht etwa ein pathologisches Erzeugnis auf die Art der Insektengallen oder ob es als eine normale Erscheinung so wie andere Trichomemergenzen aufzufassen ist. Im letzteren Falle wäre ihre endogene Entstehung sehr sonderbar. Das Ganze erinnert auffallend an die Respirationswurzeln der Gattung *Artemisia* (S. 378).

Übrigens kommen ganz ähnliche endogene Stacheln am Stamme der Palme *Mauritia aculeata* H. B. K. (Fig. 450) vor, wo sie ebenfalls in unregelmässiger Anordnung orientiert sind, an die Dornen der Acanthorhiza erinnern und wohl nur umgewandelte Adventivwurzeln darstellen.

Hier dürfen wir auch die knochenharten Stacheln nicht unbemerkt lassen, welche reihenweise an der Oberseite der Blattstiele der Palme *Attalea funifera* Mart. herauswachsen. Diese Stacheln werden bis 50 *cm* lang und verleihen dem Stamme eine eigentümliche Tracht, denn sie bleiben auch nach dem Abfallen der Blätter noch lange auf dem Stamme zurück. Sie werden im Handel auch praktisch als Fischbeinsurrogat ausgenützt. Viele Autoren sehen sie als Trichomstacheln an, was jedoch eine irrtümliche Auffassung sein dürfte, weil sie in der Jugend untereinander durch Transversaladern verbunden sind und uns deshalb eher die Hauptrippen der Ligula vorstellen, welche aus der Blattstielbasis herauswächst, wie es auch bei anderen Palmen der Fall ist. Hiefür würde auch der Umstand sprechen, dass die Hauptrippe des gefiederten Blatts rund ist (siehe über die Blätter der Palmen S. 455).

Auch die Ligularbildungen der Gräser und Palmen werden von vielen Autoren als Trichomauswüchse an den Blättern erklärt. Wenn wir nur die häutigen Ligulen der Gräser oder den Ligularauswuchs unter der Blattspreite der Gattung Chamaerops in Betracht ziehen, so scheinen uns diese Gebilde tatsächlich blosse Auswüchse zu sein, allein wir haben schon in dem Kapitel über die Blätter (S. 448) darauf hingewiesen, dass diese Ligularbildungen dasselbe sind, wie die Ligulen und Scheiden in den Familien der Potamogetonaceen, Hydrocharitaceen u. s. w., welche doch gewiss niemand als Trichome ansehen wird. Hieraus folgt, dass die Ligulen der Gräser mit den Trichomen nichts zu tun haben, wenngleich sie in verkümmertem Zustande an Trichome erinnern. Schon oben haben wir gesagt, dass verkümmerte Phyllome sich sehr schwer von Trichomgebilden unterscheiden lassen (siehe z. B. die Stacheln und Schuppen an den Kupulen in der Familie der Cupuliferen).

Sehr auseinandergehend sind die Ansichten der Botaniker bezüglich der Sporangien in der Familie der *Polypodiaceen* und ihrer Verwandtschaft Diejenigen, welche keine Anhänger der Vergleichung der verschiedenen Pflanzenorgane und der Acceptierung der, aus dieser Vergleichung mit logischer Notwendigkeit resultierenden Erkenntnisse sind, betrachten auch die Sporangien als Organe sui generis. Allein die Sporangien der Poly-

podiaceen entstehen wie die Trichome an den Blättern und können daher auch als nichts anderes als Trichome angesehen werden. Dass sie die wichtige Funktion der Sporenbildung übernommen haben, ändert an der Sache gar nichts. In anderen Fällen (z. B. bei den Ophioglossaceen) haben die Sporangien allerdings die Bedeutung von Trichomen nicht.

Dass auch die Trichome andere Funktionen übernehmen können, beweist der Fall bei der Gattung *Smilax*, wo sie sich in ein mächtiges und anatomisch zusammengesetztes Organ verwandelt haben (siehe S. 452).

Wir schreiten schliesslich zur Analyse der Stacheln in der Familie der *Cactaceen*. Verschiedene Succulenten pflegen zuweilen aller Trichome bar zu sein, weil das Wassergewebe an der Oberfläche des Pflanzenkörpers ihre gewöhnliche Funktion übernommen hat. Die Cacteen aber, obzwar sie hervorragende Repraesentanten der Succulenten sind, haben sich mit zahlreichen Stacheln versehen, welche zu ihrem besonderen Charaktermerkmal geworden sind und der Pflanze nicht nur als Rüstung gegen Tiere, sondern auch zur Zierde dienen. Wie die latente Produktionsenergie des Plasmas es getroffen hat, aus 6 Perigonblättchen in der Orchideenblüte Tausende der schönsten und sinnreichsten Formen, welche auch die kühnste Phantasie des Menschen nicht zu kombinieren imstande wäre, hervorzuzaubern, so hat auch dieselbe Lebensenergie aus blossen Stacheln an den Cacteen so viele bizarre Formen konstruiert, dass wir sie als ein unbegreifliches Werk der Natur bewundern müssen.

Die Stacheln der Cacteen sind sehr leicht brüchig und weil sie überaus fein gespitzt und mit, wie eine Harpune zurückgebogenen, winzigen Stachelchen besetzt sind, so dringen sie leicht in die Haut der Tiere ein und lassen sie sich schwer herausziehen, wodurch sie brennende Schmerzen verursachen. Dies gilt namentlich von den nordamerikanischen, in unseren Gärten im freien Land angepflanzten *Opuntien* (*O.* arkansana, O. rhodantha u. a.). Die im Mittelmeergebiete verwilderte *O. Ficus indica* wird an den Umfängen der Weinberge und Gärten angepflanzt und bildet dort undurchdringliche, lebende Hecken.

Die Grösse, Gestalt, Zahl und Färbung der Stacheln bei den verschiedenen Gattungen und Arten ist höchst mannigfaltig. Häufig ist der mittlere mächtig entwickelt, während die übrigen um ihn herum malerische Gruppen bilden. Manchmal sind sie auch verschiedenartig, ja selbst hackenförmig eingebogen. Die Stacheln des *Cephalocereus senilis* Pf. sind ungemein lang, weiss, bartähnlich, so dass der ganze Kaktus wie in einen zottigen Pelz eingehüllt erscheint. Diese Stacheln sitzen immer gruppen- oder büschelweise auf mehr oder weniger hervortretenden Höckern oder Polstern (Areolen), welche sich auf senkrechten Rippen zusammengestellt befinden oder auch anders orientiert sind. Soweit ich imstande war, es zu beobachten, entstehen sie exogen und stets auf der Achselwarze, welche in der Regel von einer Menge überaus feiner, einreihig-zelliger Härchen bedeckt ist. Wenn wir erwägen, dass auch diese ausserordentlich feinen

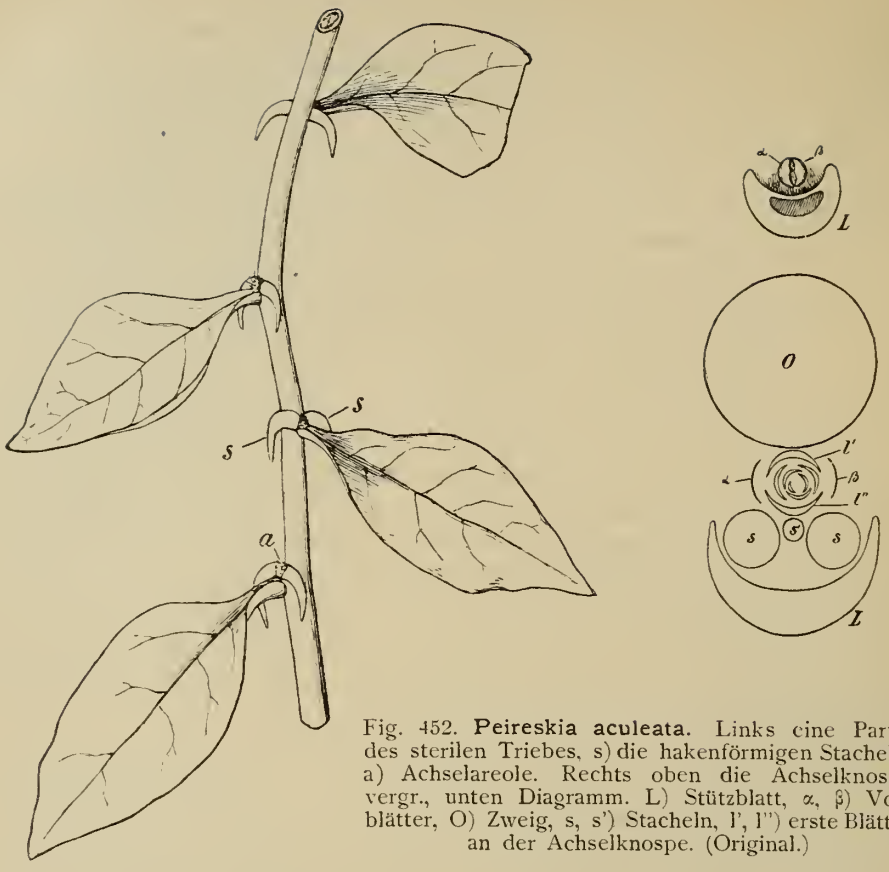


Fig. 452. **Peireskia aculeata.** Links eine Partie des sterilen Triebes, s) die hakenförmigen Stacheln, a) Achselareole. Rechts oben die Achselknospe vergr., unten Diagramm. L) Stützblatt, α, β) Vorblätter, O) Zweig, s, s') Stacheln, l', l'') erste Blätter an der Achselknospe. (Original.)

Härchen Trichome sind, so haben wir den seltenen Fall vor uns, wo ohne alle Übergänge neben einzelligen, feinen Trichomen andere Trichome in Gestalt mächtiger Stacheln mit sehr zusammengesetztem Gewebe aufwachsen. Ja, bei einigen Gattungen (Peireskia) differenziert sich sogar das äussere Gewebe der Stacheln zu einer Rindenhülle, welche als hohles Horn abfällt, indem sie einen lebenden Dorn zurücklässt.

Dass die Blätter der Cacteen spurlos zur Abortierung gelangten und nur bei einigen Gattungen (Opuntia) in der Jugend schwach und bei anderen (Peireskia) dauernd in Gestalt flacher Laubblätter entwickelt sind, haben wir schon oben (S. 671) erwähnt.

Über die morpologische Bedeutung der Stacheln bei den Cacteen gehen die Ansichten der Autoren stark auseinander und die auf diesen Gegenstand sich beziehende Literatur ist deshalb ziemlich umfangreich. Zuccarini, Wetterwald, Ganong und Goebel sehen sie als umgewandelte Blätter an, welche allerdings dem Zweige oder der, in der Achsel des abortierten Blatts entstehenden Knospe angehören würden. Delbrouck kreiert für die Kaktusstacheln eine besondere Organkategorie

von phylloider Beschaffenheit. Namentlich in neuerer Zeit verteidigt Goebel die Ansicht, dass es sich da um Gebilde von Blattbeschaffenheit handle, indem er sagt, dass sich durch Versuche an den Seitentrieben der Opuntien Übergänge zwischen den Blättern und Stacheln konstatieren lassen. Diese Beobachtung Goebels fand ich nirgends bestätigt, denn auch bei den genannten Opuntien kann man immer gut unterscheiden, was Blatt und was Stachel ist. Aber den besten Beweis, dass die Stacheln der Kaktuse Trichombeschaffenheit haben, wie Schumann richtig erläutert, liefern uns die Peireskien. *P. aculeata* Mill. und *P. Bleo* DC. (Fig. 452) tragen in den Achseln der grossen, flachen Blätter zumeist zwei hakenförmig eingebogene Stacheln, mittels deren sich die langen Ausläufer an verschiedenen Gegenständen festmachen. Manchmal aber entwickeln sich auch 3, ja sogar 4 solche Stacheln oder wieder nur ein einziger und zwar ohne alle Regelmässigkeit an verschiedenen Stellen des Höckers. Und weil gleichzeitig in der Achsel oberhalb des haarigen Höckers Achselknospen herauswachsen, so kann man hier die Entstehung der Stacheln und der Knospe, dann das Verhältnis beider zueinander schön verfolgen.

Die junge Achselknospe (Fig. 452) wächst etwas oberhalb der Achsel heraus u. z. als kleiner Höcker, welcher von zwei transversalen, überaus winzigen Schüppchen gedeckt wird.*) Diese Schüppchen können allerdings nichts anderes sein, als die bei den Knospen der Dikotylen überall bekannten Vorblätter α, β. Schon in der Achsel dieser Schüppchen sind zahlreiche, zarte Härchen, wie an den übrigen Blättern vorhanden. Hinter ihnen folgen schon in spiraler Anordnung fleischige Blätter (*l' l''*), manchmal mit unvollständig entwickelter Spreite.

Wenn die eben beschriebene Knospe zum Vorschein gelangt, so ist in der Regel von Stacheln noch gar keine Spur vorhanden. Erst später entwickeln sich unterhalb der Knospe seitwärts zwei mächtige Stacheln (*s*), welche sehr rasch wachsen, so dass sie zuletzt auch die Knospe verdrängen. Nach den Stacheln (*s*) erscheint noch ein dritter Stachel (*s'*) und zwar entweder direkt zwischen beiden oder seitwärts links oder rechts von der Knospe. Aus dem ganzen Plan (Fig. 452) der Orientierung der einzelnen Teile geht klar hervor, dass die Stacheln hier ausserhalb der Knospe liegen und deshalb derselben als Phyllome nicht angehören können.

Ausserdem wachsen die Stacheln an den Höckern der Kaktuse nicht in regelmässiger, phyllotaktischer Anordnung, wie es bei den Phyllomen überall vorzukommen pflegt, sondern sie erscheinen dorsiventral an der unteren Seite des Höckers und schreiten aufwärts. Ja es wachsen jüngere zwischen den alten, was bei den Blättern eine Unmöglichkeit ist. Ich selbst habe auch bemerkt, dass die, wenngleich kleinen Stacheln sich

*) Die Untersuchung der jungen Knospen ist hier sehr schwierig, weil dieselben ungemein klein und in den dichten Haaren verborgen sind. Die hier dargestellte Knospe (Fig. 452) z. B. misst bloss etwa $^1/_4$ *mm*.

auch in der Achsel der gefärbten Blumenblätter entwickeln, was an dem Receptaculum der Kaktusblüte keine Bedeutung hätte, denn in der Achsel der Blumenblätter bilden sich niemals Knospen.*) Übrigens habe ich gerade an diesen zarten Stacheln in der Achsel der Blumenblätter des gemeinen *Phyllocactus phyllanthoides* Lnk. tatsächliche Übergänge zu den einreihigzelligen Achselhärchen gefunden. Schliesslich muss auch noch der Umstand erwogen werden, dass sich der Stacheln am Höcker in der Achsel manchmal eine so ungeheure (in die Tausende gehende) Menge entwickelt, dass es undenkbar ist, dass an der Achselknospe so viele Blätter zur Entwicklung gelangen sollten.

Wir haben schon bemerkt, dass die eigentliche Knospe oberhalb des Höckers (Areole) sitzt, welcher die Stacheln hervorbringt. Deshalb sehen wir, dass überall die Stacheln unterhalb der Knospe, oder, wenn es eine Blüte ist, unterhalb der Blüte sitzen. Dies habe ich auch bei der Gattung *Mamillaria* u. a. gefunden, aber bei zahlreichen anderen Gattungen entspringt die Knospe, respektive Blüte faktisch aus der Areole (Phyllocactus u. a.), so dass sich die Blüte zwar zwischen den Haaren und Stacheln anlegt, dieselbe aber dennoch immer etwas über die Mitte hinaufgeschoben ist, denn die ersten und stärksten Stacheln sitzen nicht seitwärts, sondern tief unterhalb der Insertion der Blüte oder des Seitenzweigs. Demzufolge müssten die Stacheln der, in die Achsel hinabsteigenden Serialknospe angehören, wenn sie die Beschaffenheit eines Blatts haben sollten.

Die eigentliche Knospe entwickelt sich nur manchmal zu einem Seitenzweige. So entstehen ganze Gruppen von Kaktusen bei den Gattungen Mamillaria, Echinocactus u. s. w., oder es erfolgt durch diese Knospen die Verzweigung. Zumeist aber bleiben diese Knospen verkümmert, ja in vielen Fällen konnte ich ihre Spur in der Achsel überhaupt gar nicht einmal finden.

Eine besondere Bestätigung unserer Darlegung der Bedeutung der Cacteenstacheln liefert die hier abgebildete *Opuntia leptocaulis* DC. (Fig. 453). Diese Art besitzt verhältnismässig schwache, zylindrische, aber reichlich verzweigte Zweige, so dass die ganze Pflanze das Ansehen eines reich verzweigten Strauches erhält. Oberhalb der walzenförmigen, kleinen, dann abfallenden Blätter sitzen die Areolen wie bei anderen Opuntien mit einer Gruppe ganz kleiner Stacheln und zwei oder drei grösseren. Der erste und grösste Stachel ist abstehend und befindet sich in der Mediane gleich hinter dem Stützblatt. Schon aus dieser Lage des ersten Stachels ist ersichtlich, dass er nicht ein Blatt der Achselknospe sein kann, denn sonst könnte er nicht hinter dem Stützblatt, sondern nur transversal stehen. Die Achselknospe entspringt oberhalb der Areole, obzwar sie teilweise noch in derselben selbst steckt.

---

*) Einige Fälle, wo sich hier die Seitenblüten entwickeln, werden im III. Teile näher besprochen werden.

Wenn wir die Hauptachse *(O)* am Ende abschneiden, so zwingen wir dadurch die Pflanze dazu, dass überall aus der Achse *(O)* Seitenzweige aus den Blattachseln aufzuwachsen beginnen *(c)*. Da kann man dann deutlich an der Basis einer jeden jungen Achselknospe zwei seitliche, überaus kleine, häutige Schüppchen erblicken, auf denen Härchen und Bündelchen feiner Stacheln sitzen. Ja, hie und da sind auch kleine, basale Seitenzweige *(a)* bemerkbar, welche aus diesen Seitenschüppchen (α, β) herauswachsen. Dadurch ist die Existenz der Seiten- und daher ersten Vorblätter (α, β) unzweifelhaft sichergestellt, was allerdings zur Folge hat, dass es unmöglich ist, irgend einen Stachel an der Areole als ein, der Axillarachse angehörendes, verändertes Blatt anzusehen. Wenn die Stacheln veränderte Blätter wären, so müssten sie der, unterhalb der oben beschriebenen Knospe gestellten Serialknospe angehören. Da kommt aber wieder manchmal der eigentümliche Fall vor, dass unterhalb des Seitenzweiges in der Mediane ein Seitenzweig *(b)* und unter demselben der Haupt- (erste) Stachel (*d*) aufwächst. Darnach ist zu ersehen, dass hier keine seriale, stacheltragende Knospe existiert, weil hier eine wahre Serialknospe *(b)* vorhanden ist, es wäre denn, dass wir die Serialknospe *(b)* als zweite Serialknospe ansehen wollten.

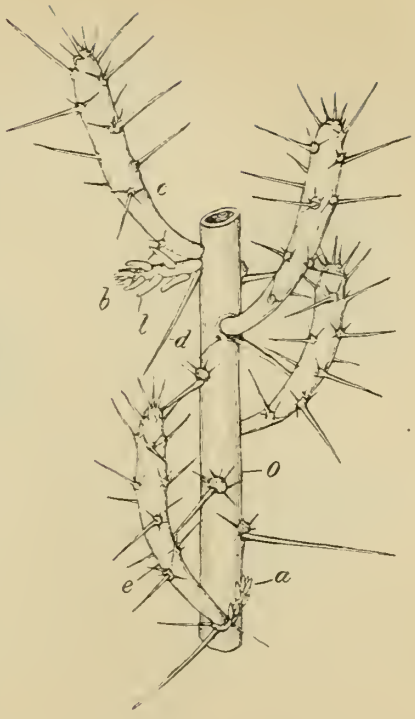


Fig. 453. **Opuntia leptocaulis** DC. Verzweigter Stengel, in nat. Gr.; c) Seitenzweig. b) Serialzweig, d) Hauptdorn an der Areole, l) Blätter, a) Tochterzweig des Zweiges (c), O) Stengel. (Original.)

Aus allen diesen Umständen geht über allen Zweifel klar hervor, dass die Stacheln der Cacteen von Trichombeschaffenheit sind und dass sie als Blätter nicht angesehen werden können.

Die den Kaktusen habituell ähnlichen *Euphorbien* (sect. Euphorbium Bnth.) weisen ganz ähnlich geflügelte und gefurchte, fleischige Achsen auf. Die an denselben befindlichen Dornen haben aber eine andere morphologische Bedeutung. Es sind dies zumeist zwei verdornte Nebenblätter oder es sind verdornte Axillarachsen, 1 bis 3 an Zahl (z. B. E. virosa, — Fig. 423). Areolen aber gibt es hier keine und auch keine einreihig-zelligen, die Achsel bedeckenden Härchen

Die Auseinanderstellung der Trichome an den einzelnen Pflanzenteilen ist gewöhnlich unregelmässig; man kann keinen bestimmten

Fig. 454. Steriler Grundtrieb von **Ribes Grossularia** L. mit verschieden starken Stacheln, von denen die stärksten unter der Blattinsertion stehen. (Original.)

Vorgang in der Entwicklung, ebenso wenig auch eine Zusammenstellung in Reihen oder Gruppen verfolgen. Obzwar dies in den allermeisten Fällen erfolgt, so kann man dennoch in einigen wenigen Fällen beobachten, dass die Trichome insgesamt oder wenigstens teilweise eine bestimmte Stellung und Anordnung zeigen. Die Ursache davon ist weder eine mechanische Entwicklungsnotwendigkeit, noch das Wachstum des Organs, auf welchem das Trichom steht, sondern es wirken da von Fall zu Fall gegebene Umstände ein. Das Hauptmotiv ist da gewiss der Schutz des betreffenden Organs. Dies lässt sich klar bei einigen Gattungen der Familie der *Leguminosen* (Mimosa, Acacia) nachweisen, wo so häufig die Nebenblätter in Dornen an den Seiten der Blattstielbasis umgewandelt sind. Dass das Vorhandensein dieser Dornen, gerade an den Seiten der Blattstielbasis für den Schutz des Blattes und der Achselknospe wichtig ist, geht daraus hervor, dass dann, wenn die Nebenblätter häutig bleiben, sofort dicht unterhalb derselben je ein mächtiger Trichomstachel aufwächst, so dass diese letzteren die Funktion der Nebenblattdornen vertreten. Dasselbe können wir an den Zweigen der Gattung *Rosa* beobachten. Diese trägt die bekannten, verschiedenartig auseinandergestellten, hakenförmigen Stacheln an den Zweigen und namentlich an den einjährigen Trieben (Fig. 448). Bei einigen Arten aber (R. cinnamomea L., R. mexicana Wats.) befinden sich unterhalb der Insertion des Blattstieles in der Regel zwei Stacheln, während die anderen wo immer stehen, ja häufig auch ganz verschwinden, während jene zwei unterhalb des Blattstieles ausdauern. Hieraus geht klar hervor, dass die Funktion dieser zwei Stacheln die wichtigste von allen

ist und dass sie wohl der Funktion der Dornen bei den oberwähnten Leguminosen entsprechen dürfte.

Übrigens kann man auch anderwärts die Beobachtung machen, dass die Stacheln am häufigsten eine regelmässige Stellung um die Basis der Blattstiele einnehmen. An den jungen Jahrestrieben der gemeinen Stachelbeere (Fig. 454) erblicken wir in der ersten Jugend eine grosse Anzahl abstehender Stacheln von verschiedener Stärke und Länge, so dass die schwächsten allmählich in weiche Haare übergehen, wodurch die Trichombeschaffenheit der harten Stacheln sich deutlich offenbart. Unterhalb der Blattstielinsertion sitzen aber immer 3—5 der stärksten Stacheln. Dergleichen Stacheln sind auch an den alten Zweigen durchweg entwickelt, während die anderen an diesen Zweigen fehlen. Sie werden holzig und, wenn das Blatt auf den Winter abfällt, so unterstützen sie allein die Achselknospe, weshalb es den Anschein hat, als ob im Frühjahr das axilläre Blattbüschel aus der Achsel dieser Stacheln herauswachsen würde. Aus den früheren Kapiteln wissen wir, dass ähnlich wie bei der Stachelbeere auch an den Wurzeltrieben des Sauerdornes (Berberis, Fig. 352) solche Dornen vorkommen und dass auch aus den Achseln derselben im Frühjahre Seitenzweige oder Blattbüschel herauswachsen. Diese Dornen sind aus Blättern entstanden, aber ihre Form und Funktion ist dieselbe, wie bei der Stachelbeere.

Aber auch anderwärts kommen Trichomstacheln vor, welche auf bestimmten Orten gestellt sind. So befinden sich an der abgebildeten Palme *Astrocaryum aculeatum* Mey. (Fig. 450) scharfe Stacheln in transversaler Reihe in der Achsel der Blattscheide. Zuerst sind sie an den Stamm angedrückt, nach dem Abfallen des Blattstiels aber werden sie hart und stehen ab. Sehr zahlreiche Stacheln entwickeln sich auch an den Stämmen der baumartigen Art *Aralia spinosa* L., wo auch zumeist zwei grosse Stacheln seitwärts unterhalb der Blattstielinsertion vorhanden sind. Bei der verwandten Art *Eleutherococcus senticosus* Mxm. (Mandschurien) befinden sich zwar auch Stacheln an der ganzen Oberfläche des Stamms, aber unterhalb des Blattstiels bilden sie einen ganzen Kranz. Wie schon früher bemerkt worden ist, sitzen bei einigen Arten der Gattungen *Acacia* und *Mimosa* unterhalb des Blattstiels 1—5 Trichomstacheln, wobei sich andere Stacheln an den Zweigen überhaupt nicht bilden. *Mimosa pudica* L. zeigt an den Zweigen hie und da zahlreiche Stacheln verstreut, unterhalb der Nebenblätter aber stehen in der Regel die zwei grössten.

Sehr interessante Stacheln finden wir bei verschiedenen Arten der Gattung *Xanthoxyton*. Am häufigsten sitzen je zwei an den Seiten des Blattstiels, wobei andere sich überhaupt nicht entwickeln oder nur hie und da an den Zweigen und Blättern zum Vorschein kommen. Besonders mächtige, harte derartige Stacheln zeigt unterhalb der Blattstielinsertion die Art *X. clatum* Roxb. Eine andere Art, *X. planispinum* S. Z., trägt zwei flache, stark entwickelte Stacheln unterhalb der Insertion des Blattstiels, dann auf und unter der

Fig. 455. Frucht von **Sagus Rumphii** W., verkl. (Original.)

Hauptrippe des gefiederten Blatts dort, wo die Seitenblättchen sitzen, ferner 1—3 Stacheln an der Hauptrippe der Blättchen. *X. obscurum* Engl. trägt einen Stachel in der Mitte der Hauptrippe der Blättchen.

Hier dürfen wir schliesslich auch die eigentümlichen Früchte der Palmengruppe *Lepidocaryinae* (Fig. 455) nicht unerwähnt lassen. An den Karpellen und zur Zeit der Fruchtreife an der ganzen Frucht dieser Palmen bemerken wir grosse, rhombische, glatte Schuppen, welche in regelmässigen Parastichen gestellt sind. Von der Spitze der Frucht (unterhalb der Narbe) vergrössern sie sich fortschreitend herunter und decken sie sich auch in dieser Richtung mit ihren Rändern dachziegelförmig. Diese Schuppen haben nur die scheinbare Gestalt von Schuppen, denn sie sind nicht frei und mit der Basis am Karpell sitzend, sondern hängen mit ihrer ganzen unteren Fläche mit dem Karpell zusammen und sind bloss die Ränder frei und dachziegelförmig sich deckend. Unterhalb der Narbe sehen wir statt derselben bloss eckige, durch eine Furche von einander abgeteilte, überhaupt sich nicht deckende Felderchen entwickelt. Demzufolge handelt es sich hier um keine (Trichom-) Schuppen, sondern nur um ein knochenartig verhärtetes Perikarp, welches in Felderchen zerfurcht ist, deren untere Ränder sich flügelförmig erweitert haben. Diese Ränder kann man bloss als Emergenzen ansehen. Es wäre also unrichtig, diese Schuppen mit anderen Schuppen, z. B. an der Cupula der Gattung Quercus zu vergleichen.

Ein Gegenstand streitiger Diskussionen waren auch schon die Hakenborsten am Blütenreceptaculum der Gattung *Agrimonia*, welche einen ganzen Kranz unterhalb des Kelchs bilden, während der Fruchtbildung steif werden, abstehen und zur Verbreitung der Früchte dienen. Auffallend ist bei ihnen, dass die längsten und stärksten in der ersten Reihe zwischen den Kelchzipfeln stehen, was den Aussenkelch nachzuahmen scheint, wie derselbe allgemein in der Gruppe der Dryadeen bekannt ist. Die Gattung *Agrimonia* und ihre Verwandten aber besitzen keinen Aussenkelch, es erübrigt also nichts, als diese Stacheln als blosse Trichome anzusehen, welche sich aus dem Grunde zwischen die Kelchzipfel gestellt haben, weil sie dort den vorteilhaftesten Platz zu ihrer Entwicklung gefunden haben. Einige Autoren sagen, dass die Stacheln in der zweiten und dritten Reihe untereinander regelmässig abwechseln; diese Behauptung muss ich aber in Abrede stellen, denn nach Untersuchung eines grossen Materials bei verschiedenen Arten habe ich nur sehr selten eine schwache Andeutung dieser Anordnung gefunden. Die nachfolgenden Stacheln bilden bei keiner Art regelmässige Kreise und wechseln auch untereinander nicht regelmässig ab. Übrigens hat Warming schon vor vielen Jahren auch aus anderen Umständen den Beweis erbracht, dass

diese Stacheln als Trichome angesehen werden müssen. Allerdings ist es beachtenswert, dass sie so mächtig entwickelt sind, während unterhalb derselben auf dem Receptaculum feine Haare sich befinden. Ja, die Stacheln der Art *A. odorata* Mill. sind selbst noch mit drüsigen Haaren versehen. Ihre mächtige Entwicklung lässt sich aber durch ihre Funktion gut erklären.

Viel interessantere und für das Verständnis der Stacheln bei der Gattung Agrimonia wichtige Stacheln findet man an den Bechern der verwandten Gattung *Acaena*. Bei vielen Arten sind hier die Stacheln gleichmässig an der ganzen Oberfläche des Bechers zerstreut und abstehend und zwar sind dieselben entweder alle gleich (*A. elongata* L.) oder sie sind unter dem Kelch gross, mit bis in gewöhnliche Haare übergehenden, kleineren untermischt (*A. ovina* Cngh.). Schon aus diesem Umstande geht hervor, dass diese Stacheln bloss Trichombeschaffenheit haben. Irgend eine Abwechslung mit den Kelchzipfeln oder eine kreisförmige Anordnung kann man nirgends bemerken. Andere Verhältnisse finden sich bei den Arten *A. Sanguisorbae* Vahl (Austral.), *A. Cadilla* Hook. (Chili) u. a. vor. Hier stehen am Ende des Bechers unter dem gestielten aus 4 Blättchen zusammengesetzten Kelch (Fig. 3, Taf. V) 4 mächtige, lange Stacheln, unterhalb welcher die Rippen an dem Becher hinablaufen. Derselbe ist dicht und lang behaart. Jene 4 Stacheln stehen aber ausschliesslich hinter den Kelchzipfeln. Aus diesem Umstande geht also abermals hervor, dass ihnen die Bedeutung von Blättern oder Nebenblättern nicht zukommen kann. Dass sie hier mit den Kelchzipfeln nicht abwechseln, lege ich nur dadurch aus, dass der Kelch mit einem ziemlich langen Stiel am Becher angefügt ist, so dass die Stacheln auch unterhalb der Zipfel genug Platz zur Entwicklung haben. Hie und da gelangt bei der Gattung *A. Sanguisorbae* noch ein zweiter, kürzerer Stachel inmitten der langen Stacheln zum Vorschein. Dies erinnert an die früher beschriebenen Verhältnisse bei *Agrimonia*. Die Art *A. ovalifolia* R. P. endlich zeigt noch eine andere Variation in den Becherstacheln. Hier sitzen am Ende des Bechers unter dem Kelche zwei überaus lange Stacheln und zwar abermals hinter den Kelchzipfeln. An der Basis um diese Stacheln herum wachsen zwei eigentümliche Häutchen heraus, welche eine Art von Kragen bilden. Ich glaube, dass dieser Apparat zum Fliegen oder Schwimmen dient. Andere Stacheln sind überhaupt nicht entwickelt.

Die Stacheln der Gattung *Agrimonia* sind am Ende hakenförmig, während sie bei den abgebildeten Arten der Gattung *Acaena* u. a. am Ende 3—4 scharfe, auf die Art einer Harpune zurückzielende, kleine Stachelchen besitzen.

Auch an dem Becher der *Neurada procumbens* L. (Rosac.) befinden sich zahlreiche, harte Stacheln, welche keine bestimmte Ordnung einhalten.

Wie schwer es manchmal ist, zu entscheiden, was als Trichom- und was als Phyllomgebilde angesehen werden muss, das beweisen uns die Köpfchen der Gattung *Xanthium*. Dieselben besitzen, wie bekannt, ein hartes, nur zwei Blüten einschliessendes, an der Oberfläche mit zahlreichen, abstehenden, steifen, an der Spitze hakenförmig eingebogenen Stacheln besetztes Involucrum von ellipsoidischer Form. Diese Stacheln sind auch behaart. Das Ganze erinnert lebhaft an die Gattungen *Agrimonia* oder *Acaena*. Über die Bedeutung der Stacheln an dem Involucrum von *Xanthium* wurden verschiedene Ansichten geäussert. Während sie A. Braun und Köhne als umgewandelte Involucralblättchen ansehen, behaupten Payer und Baillon, dass die in der Mitte des Involucrums stehenden Stacheln die Natur von Emergenzen haben. Unserer Meinung nach zeigen sie insgesamt Phyllombeschaffenheit, denn es ist deutlich sichtbar, dass die oberen Stacheln allmählich in die breiten und grossen, die Blüten am Ende des Involucrums einhüllenden Stacheln übergehen. Die letzteren sind, wie bei *X. italicum* Mor. gleichfalls hakenförmig eingebogen und auf der Innenseite zerschlitzt. Ausserdem sind bei der eben genannten Art die Stacheln des Involucrums in regelmässigen Parastichen angeordnet, was bei Stacheln nicht der Fall zu sein pflegt. Bei *X. strumarium* L. sind die Stacheln am Involucrum unregelmässig angeordnet und häufig auch ungleich gross — obzwar die beiden genannten Arten sehr nahe miteinander verwandt sind.

Die Funktion der Trichome ist für die Pflanze sehr mannigfaltig, obzwar ihnen in den meisten Fällen die Regulierung der Wärme und der Ausdünstung zugewiesen ist. Es ist eine bekannte Erfahrung, das auf trockenen Felsen wachsende Pflanzen, wo sie einer intensiven Insolation ausgesetzt sind und wo den grössten Teil des Jahrs über Trocknis herrscht, sich mit einem dichten, weissen Filze bekleiden. Dieses Kleid schützt die Pflanze in der Nacht vor allzugrosser Ausdünstung und am Tage vor übermässiger Bestrahlung (Insolation). In anderen Fällen verwehren scharfe Haare den Insekten und Schnecken den Zutritt. Die Stacheln schützen die Pflanze vor dem Abfressen und Beschädigungen durch grössere Animalien oder sie dienen zum Klettern und zur Festmachung an Gegenständen.

Die Bedeutung der Drüsenhaare und Emergenzen dürfte wohl je nach der Verschiedenheit der Fälle auch verschieden sein. Es ist wahrscheinlich, dass sie in vielen Fällen nur als Sekretionsorgane Dienste leisten, vermittelst welcher unbrauchbare Stoffe aus dem Pflanzenkörper entfernt werden. Häufig aber schützt vor der Insolation und Ausdünstung auch eine Menge ätherischen Öls, dessen Dunst die Umgebung der Pflanze anfüllt. Auffallend ist es wenigstens, dass gerade auf trockenen Standorten und in trockenen Wüsten die Pflanzen besonders häufig drüsig sind, ja dass die Drüsigkeit gleichzeitig eine Begleiterin des Filzkleids der Pflanzen ist. Es kommen auch Fälle vor, wo infolge der Drüsigkeit stark aromatische Pflanzen Insekten, ja sogar grössere Wirbeltiere vertreiben.

Die vorher schon beschriebenen Nektardrüsen am Pflanzenkörper, welche namentlich von den Ameisen gern aufgesucht werden, sind bezüglich ihrer Funktionen noch ungenügend erklärt. Von der Bedeutung der insektenfressenden Drüsen haben wir schon Erwähnung getan.

Die Brennhaare dienen der Pflanze als Waffe gegen Tiere.

Bezüglich weiterer Details über die Funktion der Trichome verweisen wir auf die angeführte Literatur.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel III.

Fig. 1—13. **Pistia Stratiotes** L. 1—7) Entwicklung der jungen Pflanze aus dem Samen: a) der Same, vergr., v) Operculum dem Kotyledon aufsitzend, d) Kotyledon, k) Hauptwurzel, k') Adventivwurzel, l') erstes Blatt, l'') zweites Blatt, 7a, b) aus der Nebenblattachsel hervortretende Ausläufer, welche mit einer Blattrosette enden. 8) Blütenstand, a) Hochblatt, o) Achse, m) Spatha. 9) a) Fruchtknoten, d) Narbe, c) Synandrium, b) Nektariumkragen, e) die Stelle, wo das Synandrium der Spatha angewachsen ist. 10) Drittes Blatt (l), mit der Stipula (b) und Knospe (a). 11) Diagramm der blühenden Pflanze. 12) Diagramm der Blattrosette in Fig. 7a). 13) Junges Laubblatt.

Fig. 14. **Artemisia campestris** L. Unterer Teil des holzigen Stengels, wenig vergr.: a) Seitenzweig in der Achsel des Blattes (c), b) serialer, junger Zweig in derselben Blattachsel, e) junge Lenticellen, d) zerrissene Rinde, p) aus den Lenticellen hervortretende Wurzeln.

Fig. 15. **Lippia riojana** Hieron. Beblätterter Stengel mit Seitenästen, schwach vergr.; aus der Achsel des Blattes a) hinaufgerückte Knospe (o'''), o'', o', o) hinabsteigende Serialknospen; dem Stützblatte a') gehört der Zweig m) und die Serialknospe n) an.

Fig. 16. **Phyllocactus phyllanthoides.** Keimpflanze, vergr.

Fig. 17. **Lupinus luteus.** Keimpflanze, vergr.; c) Kotyledonen unten scheidig verwachsen (a), h) Hypokotyl, k) Hauptwurzel.

Fig. 18. **Spermacoce tenuis.** Beblätterter Stengel, schwach vergr. Aus dem harten Rande der interpetiolaren Stipula wachsen lange Borsten (b) hervor, herunter steigen aber häutige, gewimperte Flügel, welche den Stengel umfassen.

Fig. 19. **Ornithogalum longebracteatum**. Zwiebel mit zahlreichen kollateralen Zwiebelchen, welche aus der Achsel des abgeschnittenen Schuppenblattes (a) hervortreten und dem Rücken des Schuppenblattes (b) hoch angewachsen sind; k) Adventivwurzeln; in natürl. Gr.

Fig. 20. **Hedysarum coronarium.** Keimpflanze, mit am Grunde scheidig zusammengewachsenen und seitwärts gerichteten Kotyledonen; h) Hypokotyl.

Fig. 21. **Astragalus exscapus.** Keimpflanze, mit halbmondförmigen, seitwärts gerichteten und nur auf einer Seite zusammengewachsenen Kotyledonen.

Fig. 22. **Mammillaria magnimamma**. Keimpflanze, mit den reduzierten und mit dem knolligen Hypokotyl zusammenfliessenden Kotyledonen.

Tafel IV.

Fig. 1. **Elodea canadensis.** Vergrösserte Stengelspitze, a) glatter, zylindrischer Scheitel, welcher am Grunde seitenständige Blatthöcker entwickelt.

Fig. 2. **Oxalis esculenta.** k) Rübenförmig verdickte Hauptwurzel, L) die Laubblätter der Sommerpflanze, s) Schuppen mit gestielten Zwiebelchen (c) in der Achsel; natürl. Gr. a) Die äusseren, borstenartigen, b) die mittleren häutigen und behaarten, c) die inneren fleischigen, kahlen Schuppen einer Zwiebel von O. quatroglandula.

Fig. 3. **Mesembryanthemum uncatum** Keimpflanze, mit fleischigen, scheibenförmig zusammengewachsenen Kotyledonen.

Fig. 4—6. **Remusatia vivipara**. Die Pflanze in ihren drei Lebensstadien während eines Jahres: 4) im Frühjahre (natürl. Gr.), 5) im Sommer (verklein.) 6) im Winter (natürl. Gr.); im letzten Stadium treibt sie dünne, aufrechte Seitenstengel, welche in den Achseln der häutigen Schuppen abfallende Knöllchen (a) entwickeln.

Fig. 7—8. **Aponogeton distachyum**. Keimung, vergr. 7) Jüngeres, 8) älteres Stadium; s) Same, k) Hauptwurzel, k') Adventivwurzel, l', l'' erstes und zweites Blatt, c) Kotyledon, t) Testa.

Fig. 9. **Belonites succulenta**. E. M. Ästchen in natürl. Gr., p) harte, gewölbte Blattpolster, L) Stützblatt, a, b) Stipulardornen, c) Achselblattbüschel.

Fig. 10. **Streptocarpus caulescens**. Keimpflanze, schwach vergr.; c) stärker aufwachsender Kotyledon, c') zweiter Kotyledon, b) zwischen den Kotyledonen hinauftretender, beblätterter Stengel, h) Hypokotyl.

Fig. 11. **Nelumbium speciosum**. Keimpflanze, schwach vergr.; a) Testa, c) zwei fleischige Kotyledonen, l') erstes Blatt, welches schon eine Spreite (m) trägt, l'') zweites Blatt, welches aus dem ersten hervortritt, l''') drittes Blatt, o', o'') Blattbasen, aus welchen sich dann die Achse konstituiert.

Fig. 12. **Aloë** sp. (Afrika). Keimpflanze, schwach vergr.; c) Kotyledon, l' erstes Blatt, k) Wurzel.

Fig. 13. Keimung von **Myrmecodia** sp.; k) Hauptwurzel, h) knoll. Hypokotyl, c) Keimblätter, e) Endosperm, t) Testa.

Fig. 14. Keimung von **Acanthostachys strobilacea**; k) Hauptwurzel, s) Same, c) Keimblatt, l') erstes Scheidenblatt, l'') zweites (grünes) Blatt.

Tafel V.

Fig. 1—2. **Luffa acutangula**. Ein Stengelstück, schwach vergr.; O) scheinbar einfache Achse, L) Stützblatt, in seiner Achsel steht die gegliederte Blüte (Q), welche einerseits in Nektarium umgewandeltes Blatt (a), andererseits das Blatt (b) trägt; in der Achsel dieses Blattes tritt ein weiter wachsender Seitenzweig (s) hervor, v) verzweigte Ranke. 2) Dazu ein Diagramm.

Fig. 3. **Acaena ovalifolia** R. P. (unten), reifende Frucht, mit zwei langen Stacheln unter dem Kelche, Ac. Sanguisorbae Vahl (oben) mit vier ähnlichen Stacheln, a) ein kleiner, mit den grösseren abwechselnder Stachel.

Fig. 4—7. **Utricularia vulgaris**. 4) Blühendes Stengelstück, in natürl. Gr.: O) die Hauptachse, mit den Blättern (a, b, c), aus der Achsel des Blattes (b) tritt der Blütenstengel (s) empor, a', b', c') die drei ersten Blätter des Blütenstengels, welche sich in Seitenstengel umwandeln, d) zwei folgende Blätter, welche nicht weiter wachsen und an den Zipfeln verdickte Knöllchen tragen (7); 5) stärker vergrösserte Blattpartie, mit einem Schlauche; 6) stärker vergr. Blattzipfel zur Vergleichung mit ähnlichem Blattzipfel (7).

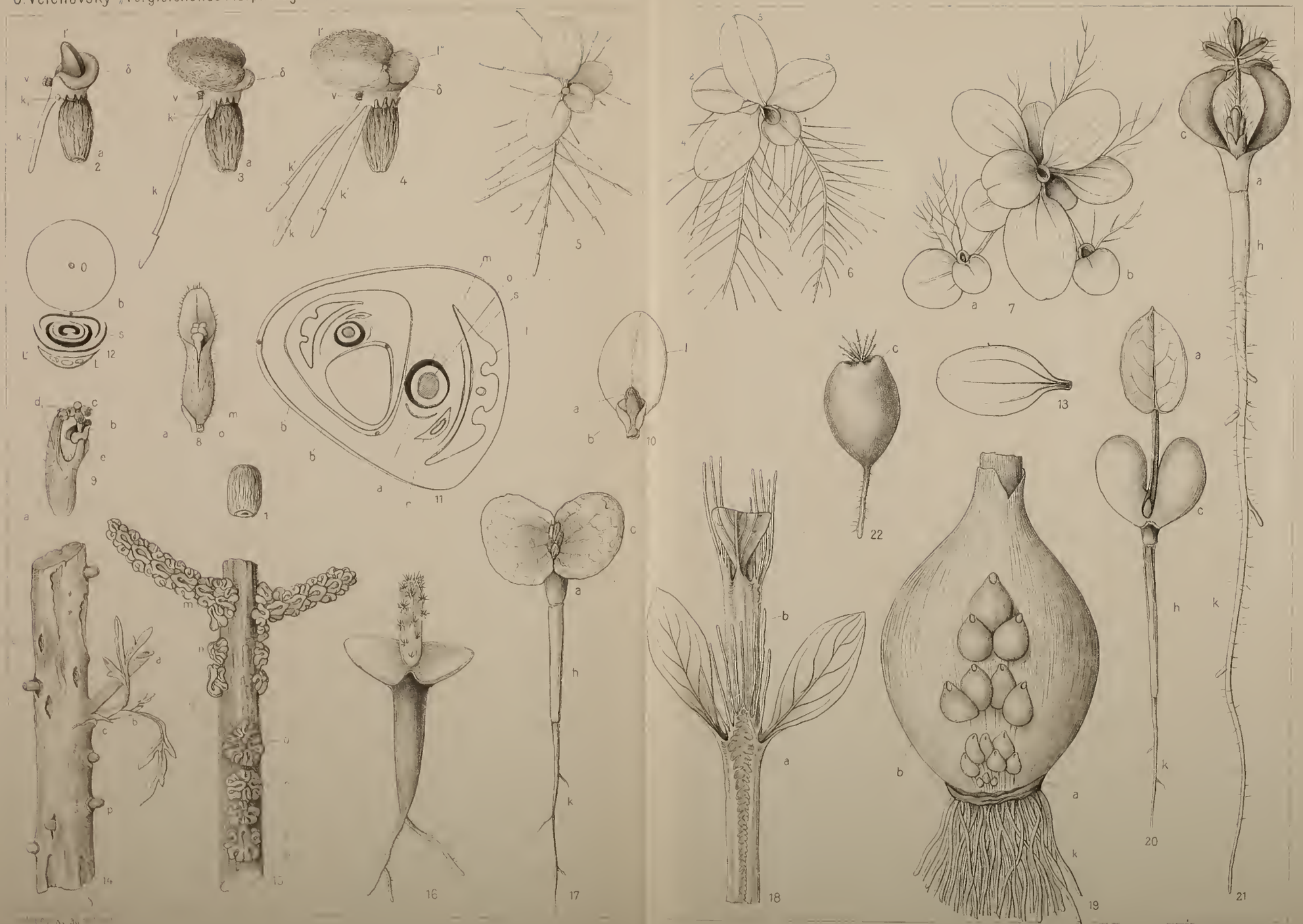
Fig. 8. **Banksia aemula** R. Br. Keimpflanze, c) Kotyledonen, h) Hypokotyl, k) Hauptwurzel; schwach vergr.

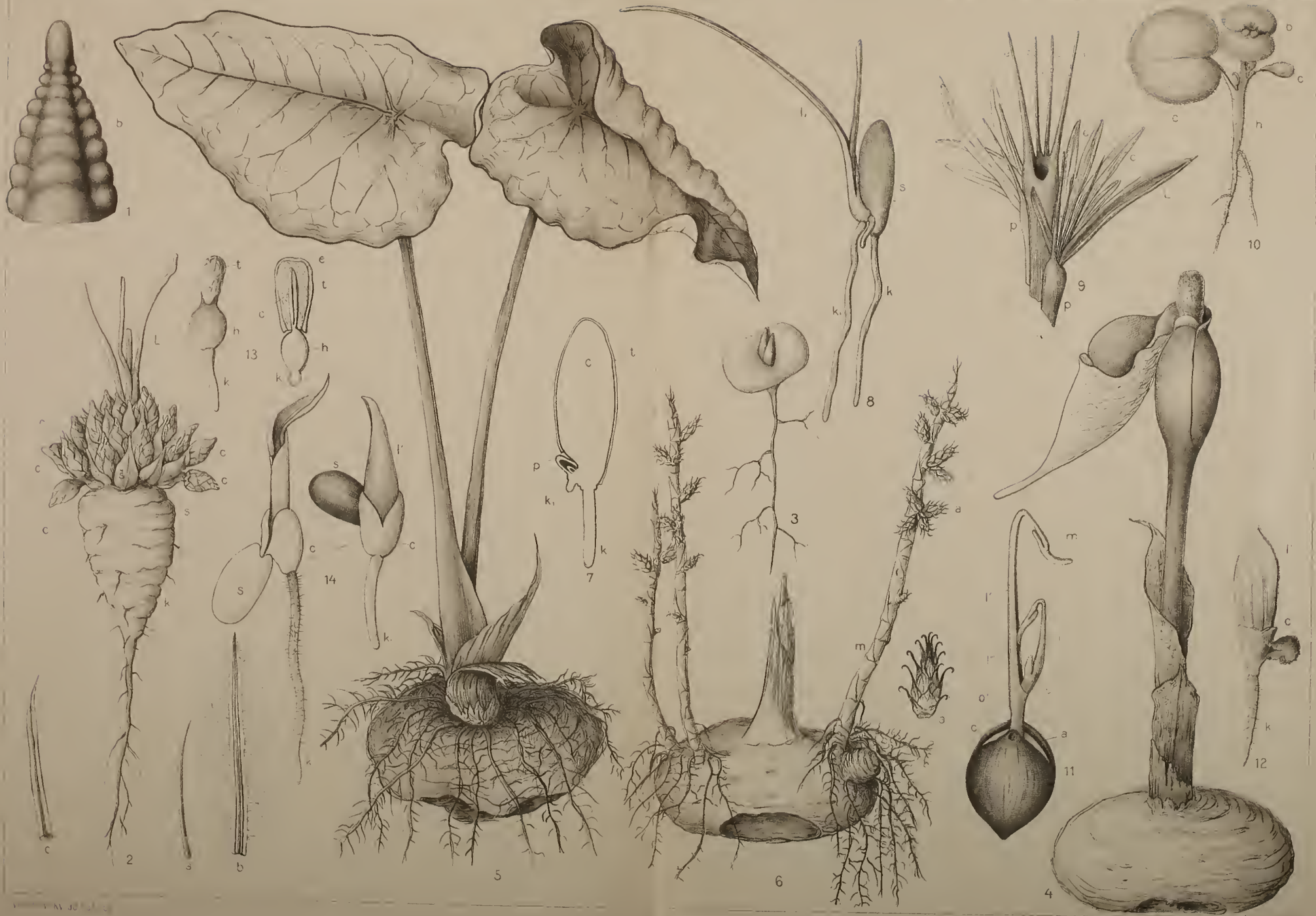
Fig. 9—11. **Helwingia ruscifolia** Wlld. 9) Blühender Zweig, in natürl. Gr.: die Blätter tragen auf der Oberseite Blütenbüschel, p) wimperartige Nebenblätter, b) Niederblätter, ebenfalls mit Blüten auf der Oberseite, n) die Knospen, welche in den Achseln der vorjährigen, blütenlosen Blätter sitzen, 10) Diagramm des Blütenstandes: L) Stützblatt, O) Hauptachse (gleiche Bezeichnungen). 11) Niederblatt, mit einer Blüte, deren Stiel (a) mit dem Niederblatte zusammenwächst.

Fig. 12. **Trapa verbanensis** Dnt. Keimpflanze, in natürl. Gr.; a) verkümmerter, kleiner Kotyledon, b) verlängerter Stiel des zweiten grossen Kotyledons, welcher in der Frucht steckt und die junge Pflanze ernährt, c) Hypokotyl und Hauptwurzel, mit zahlreichen Neben- und Adventivwurzeln, d) Hauptachse, welche 2 lineale gegenständige und 2 abwechselnde lineale Blätter trägt; denselben folgen dann breite Blätter; e) Seitenachse in der Achsel des Kotyledons (b); f) Serialknospe.

Fig. 13. **Ceropegia Sandersoni**. Keimpflanze, schwach vergr.; h) verdicktes Hypokotyl mit kleinen Kotyledonen (c).

Fig. 14. **Musa sapientum** L. Keimpflanze, natürl. Gr.; c) Kotyledon, l') erstes Blatt, k) Hauptwurzel, k') Adventivwurzeln.


2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

Date Due

Library Bureau Cat. No. 1137

qQK641 .V38
SCIII
3 5002 00091 1318
Velenovsky, Josef
Vergleichende morphologie der pflanzen .

SCIENCE

QK
641
V38
1-2

130237

E. STECHERT & CO.
(ALFRED HAFNER)
NEW YORK